





FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

95. BAND. — ERGÄNZUNGSBAND ZUM JAHRGANG 1905.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL
Professor der Botanik in München.

Mit 9 Tafeln und 147 Textfiguren.

MARBURG.
N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.
1905.

Inhaltsverzeichnis.

I. Abhandlungen.

II. Abbildungen.

A. Tafeln.

B. Textfiguren.

III. Literatur.

Das 1. Heft (pag. 1—252) erschien am 21. September 1905, das 2. Heft (pag. 253—476) am 18. Dezember 1905.

Über Protoplasmaströmung bei Mucorineen.

Von Alfred Schröter.

Mit 9 Figuren im Text.

Einleitung.

Zu den interessantesten Erscheinungen im Pflanzenreiche gehört die Plasmaströmung.

Läfst sie doch selbst dem Laien verständlich erscheinen, dafs die Pflanze kein totes, starres Gebilde ist, sondern dafs sich in ihren Zellen Lebensvorgänge abspielen, die uns erst mit Hilfe des Mikroskops deutlich sichtbar gemacht werden.

Gar viele Forscher haben sie zum Gegenstande ihrer Untersuchungen gewählt; sie beschäftigten sich jedoch meistens mit der Protoplasmaströmung in Wurzelhaaren, Staubfädenhaaren, Zellen von Chara und Nitella, Vallisneria etc.; über die Bewegungen des Protoplasmas in Pilzhyphen sind bisher nur wenige Untersuchungen ausgeführt worden. — Doch erscheint es mir wichtig, auch diese Strömungsart genau zu erforschen und ihre Beeinflussung durch die verschiedensten äufseren Faktoren zu studieren, um, wenn möglich, Aufschlufs über das Zustandekommen derselben zu erhalten.

Fragen wir uns nun, wie es möglich ist, dafs bisher so wenig über die Strömung in Pilzhyphen bekannt war, so glaube ich, dafs dies daher kommt, weil man die Bedingungen noch nicht kannte, welche für ihr Zustandekommen nötig sind. Wohl ist sie gelegentlich von so manchem Forscher beobachtet worden, aber nur vorübergehend, so dafs darüber nichts näheres veröffentlicht werden konnte.

Im Jahre 1866 erschien Woronins[1]) Abhandlung über die Protoplasmaströmung in den Hyphen von Ascophanus pulcherrimus; auch die vor einigen Jahren veröffentlichten Arbeiten von Ternetz[2]) und Arthur[3]) behandeln solche Bewegungen des Plasmas.

Woronin gibt uns eine Beschreibung der Plasmaströmung bei Ascobolus pulcherrimus.

Sehr interessant ist die Abhandlung von Charlotte Ternetz über die Bewegungen des Plasmas in den Hyphen von Ascophanus

1) Woronin, Entwicklungsgeschichte des Asc. pulcherrimus Cr. Beitrag zur Morphol. und Physiol. d. Pilze, 1866, II. Reihe.

2) Charlotte Ternetz, Pringsh. Jahrb. Bd. 35, 1900, pag. 273 ff.

3) Arthur, Annals of Botany, 1897, Bd. 11 pag. 491 ff.

carneus; nach den Ergebnissen dieser Arbeit sollen dieselben durch lokale Wasserzufuhr bzw. lokalen Wasserverlust bedingt sein.

Die Abhandlung von J. C. Arthur ist in der Hauptsache eine Beschreibung der Strömung in einigen Schimmelpilzen, besonders Rhizopus nigricans (Mucor stol.). Dieser Forscher glaubt, dafs eine derartige Plasmaströmung auf osmotischen Bedingungen beruhe, doch wird diese Vermutung nicht genügend durch Experimente bewiesen. Ferner weist Arthur auf die Schwierigkeit hin, längere Zeit Präparate in lebhafter Strömung zu erhalten. Monatelang mufste er sich vergeblich bemühen, ehe es ihm gelang, seine Präparate so zu kultivieren, dafs er sie experimenteller Behandlung zugänglich machen konnte.

Hauptsächlich durch die Ternetz'sche Arbeit sind wir auf ganz neue Gesichtspunkte betreffs der Ursache der Strömung geleitet worden.

Gern folgte ich daher einer Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer, welcher mich gütigst veranlafste zu prüfen, ob die Ternetz'schen Resultate auch für die Strömung des Plasmas in den Hyphen anderer Pilze Giltigkeit hätten. Es gelang mir leider nicht, trotz mannigfacher Bemühungen, keimfähiges Sporenmaterial von Ascophanus carneus zu bekommen, weshalb ich meine Untersuchungen gleich mit Mucor stol. und Phycomyces nitens anstellen mufste.

Ich studierte zunächst den Vorgang der Strömung und untersuchte darnach den Einflufs äufserer Faktoren auf dieselbe.

Von diesen kamen besonders folgende in Betracht:

Licht, Temperatur, Verletzungen, Einflufs der Partiärpressung des Sauerstoffs, osmotische und chemische sowie Transpirationseinflüsse.

Nach meinen Untersuchungen waltet bei Mucor stol. und Phycomyces nitens analoges Verhalten ob, wie sich nach Ternetz bei Ascophanus carneus findet, d. h. es läfst sich durch schwach osmotische Wasserentziehung Plasmaströmung erzielen. Doch ist auch die Transpiration wesentlich am Zustandekommen derselben beteiligt, wie aus meinen Versuchen hervorgeht.

Versuchsmaterial und -methode.

Die zu nachstehenden Versuchen benutzten Sporen von Mucor stol. waren $1^1/_2$ bis 2 Jahre alt, während Phycomyces-Sporen 1 bis 3, höchstens 4 Monate alt sein durften, um kräftig entwickelte Mycelien mit lebhafter Strömung zu erhalten.

Meinen Untersuchungen liegt folgende Methode zugrunde: Für die Versuche selbst wurden Deckglaskulturen im Hängetropfen in

feuchten Kammern angelegt. Alle hierbei auszuführenden Manipulationen, besonders das Aufsetzen des Tropfens auf das Deckglas sowie das Impfen, wurden im Dampfkasten vorgenommen, um stets bakterienfreie Kulturen zu haben. Zu den später beschriebenen submersen Versuchen und denen mit Äther wurden feuchte Kammern benutzt, die aus einem Objektträger mit aufgekittetem Glasring von ca. 5 mm Höhe bestanden. Hierauf wurde zu letzteren Versuchen das Deckglas mit dem Hängetropfenpräparat mittels Vaselin luftdicht aufgelegt.

Um den Einflufs von Sauerstoff, Luft etc. auf die Plasmaströmung studieren zu können, sowie zur Beobachtung der Präparate bei Sauerstoffdepression wurden Gaskammern benutzt, wie sie in Pfeffers[1]) Pflanzenphysiologie abgebildet und beschrieben sind.

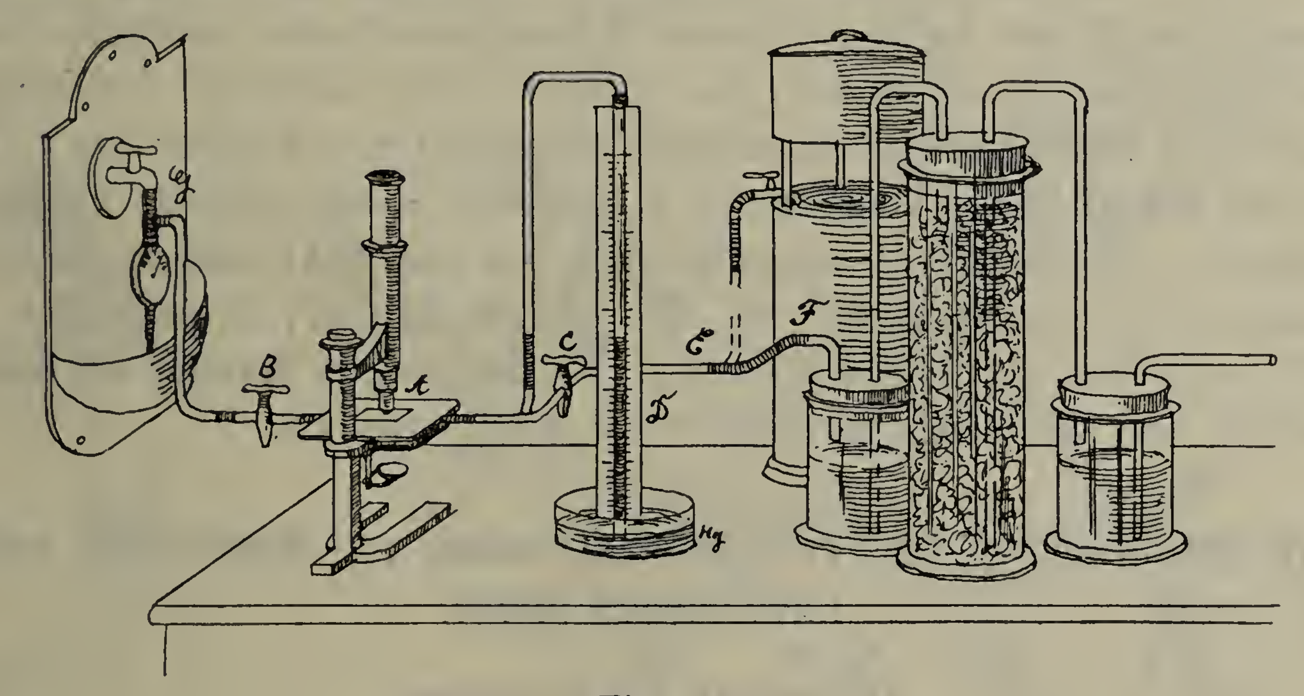


Fig. 1.

Eine solche Gaskammer wurde mit einem Apparat in Verbindung gebracht, der sowohl die Ausführung von Evakuationsversuchen als auch die Einwirkung von Sauerstoff, Luft etc. auf die Strömung zu prüfen gestattete.

Zur besseren Erklärung desselben dient die Abbildung Fig. 1. In dieser Skizze ist *A* die Messingkammer mit dem Hängetropfenpräparat; *B* und *C* sind Glashähne. Ist *B* geöffnet, *C* hingegen geschlossen, so läfst sich der ganze Raum evakuieren, sobald die Wasserstrahlpumpe bei *G* in Tätigkeit gesetzt wird. Am Quecksilbermanometer *D* wird der Grad der Evakuation abgelesen.

Will man irgend ein Gas resp. Gasgemisch hindurchsaugen, so öffnet man beide Hähne und verbindet das Glasrohr bei *E* mit dem betreffenden Gasometer.

1) Pfeffer, Pflanzenphysiol. 2. Aufl. Bd. II pag. 794.

Bei Hindurchsaugen von gewöhnlicher Zimmerluft hat man nur nötig beide Hähne zu öffnen und bei *E* eine Waschflasche mit flüssigem Paraffin vorzulegen, um die Stärke des Stromes an den aufsteigenden Luftblasen feststellen zu können. Regulieren läfst sich der Strom dadurch, dafs man den Hahn *B* soweit öffnet, als es die gewünschte Schnelligkeit des Stromes erfordert.

Um völlig dampfgesättigte Luft hindurchzuleiten, wurde ein mit Fliefspapier ausgekleideter und mit feuchten Bimssteinstücken gefüllter Turm mit dem Apparat bei *E* in Verbindung gebracht. Vor diesen Turm hatte ich zwei Waschflaschen mit Wasser von ca. 4⁰ höherer Temperatur als die des Zimmers geschaltet.

Der Einflufs höherer Temperaturen wurde im Wärmezimmer oder mittels des Schulze'schen Mikroskopiertisches ermittelt, der allerdings den Nachteil hat, dafs die von dem damit in Verbindung stehenden Thermometer angezeigte Temperatur etwas höher (ca. 4^0 C.) ist als die wirkliche Temperatur, in der sich das betreffende Präparat befindet. Weitere Erläuterungen sind bei den Erklärungen der einzelnen Versuche zu finden. — Die Originalfiguren, ursprünglich in 550- und 350facher Vergröfserung, wurden wegen Mangel an Raum in 350- und 250facher Vergröfserung wiedergegeben.

A. Beschreibung der Protoplasmaströmung von Mucor stol. und Phycomyces nitens.

a) Verlauf der Strömung.

Die Bewegungen des Plasmas in den Hyphen dieser Schimmelpilze kommen gewöhnlich erst dann zustande, wenn die Enden derselben oder Teile des Mycels über den Rand des Hängetropfens ins umgebende Luftmedium gewachsen sind. Sie bestehen im wesentlichen aus einem Hin- und Herfluten des ganzen Protoplasmas in den Hyphen.

Die Strömung beginnt meist allmählich, erreicht ein Maximum und wird darnach wieder langsamer, oder sie bleibt plötzlich stehen, und dann erfolgt in beiden Fällen meist ein Umschwung, d. h. die ganze Plasmamasse schlägt nun entgegengesetzte Richtung ein. Wenn also vorher acropetale Strömung vorhanden war, so ist jetzt alles Plasma in basipetaler Strömung begriffen. Bisweilen fliefst jedoch das Plasma nach eingetretenem Stillstand auch in derselben Richtung weiter. — An dieser Strömung beteiligen sich Cytoplasma, Mikrosomen, Zellkerne und Vakuolen. Eine ruhende Hautschicht ist bisweilen zu beobachten, doch ist sie meistens so dünn, dafs sie ge-

wöhnlich unsichtbar ist. Nach analogen Fällen im Pflanzenreiche ist jedoch das Vorhandensein derselben als sicher anzunehmen.[1])

Einige Phasen der Strömung.

Von einzelnen Phasen dieser Strömung ist besonders diejenige zu erwähnen, wenn ein rasch dahinströmender Hauptstrom Zuflufs erhält durch einen ihn im spitzen Winkel treffenden Nebenstrom. Es werden dann fast regelmäfsig die grofsen Vakuolen des Hauptstroms von den daraufstofsenden Plasmamassen des seitlichen Zuflusses in zwei oder mehrere Partien geteilt. (Siehe Fig. 3.)

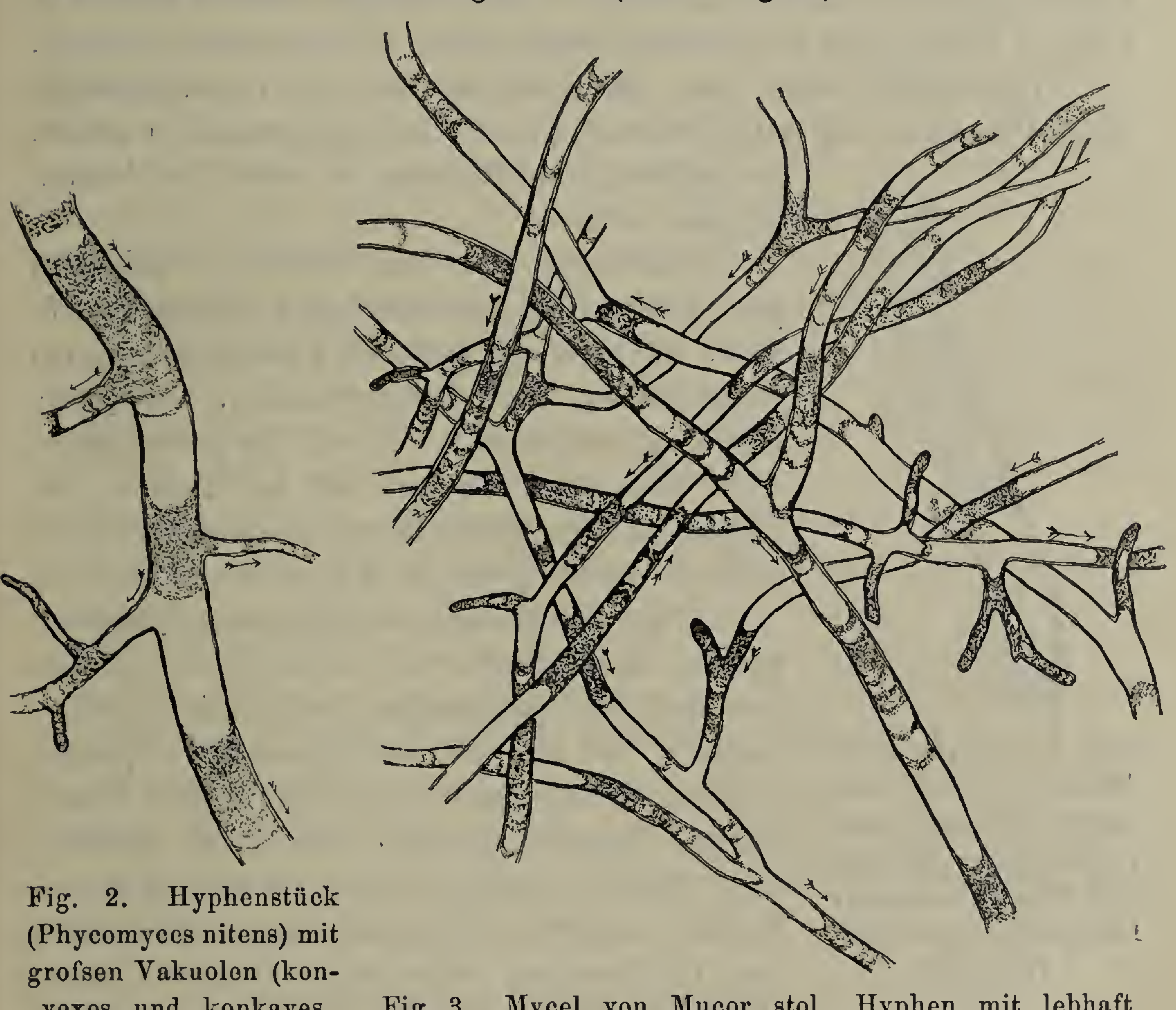


Fig. 2. Hyphenstück (Phycomyces nitens) mit grofsen Vakuolen (konvexes und konkaves Ende). Vergr. 350.

Fig. 3. Mycel von Mucor stol. Hyphen mit lebhaft strömendem Protoplasma. Vergr. 250.

Einen sonderbaren Anblick gewährt es auch, wenn der Strom in raschem Laufe durch eine Hyphe geht, die durch Zufall mehrfach geknickt oder gar spiralig gewunden ist, wie ich häufig bei Präparaten, die in Nährgelatine gezogen waren, beobachten konnte.

1) Pfeffer, Plasmahaut und Vakuolen, pag. 269. — Arthur, Annals of Botany, 1897, Bd. 11 pag. 493.

Noch viele ähnliche Erscheinungen im Verlaufe der Strömung liefsen sich hier anführen, doch würde das zu weit gehen. Einen Überblick dieser Strömung gewinnen wir aus der von mir mittels des Abbé'schen Apparates nach der Natur gezeichneten Abbildung Fig. 3.

Rückströmung.

Bisher habe ich nur von einem Hin- und Herfluten der ganzen Plasmamasse gesprochen. Bei der grofsen Schnelligkeit, mit der diese Bewegungen vor sich gehen, würde jedoch sehr bald eine einseitige Anhäufung des Plasmas stattfinden. Eine längere Dauer eines einseitigen Transportes von Plasmamassen wäre also gar nicht möglich.

Tatsächlich findet auch ein Rücktransport der vorwärtsgeschobenen Plasmamassen statt. Es ist dies jedoch nur gelegentlich zu sehen, besonders gut bei Phycomyces nitens, der breiten Hyphen wegen.



Fig. 4. Hyphenstück (Mucor stol.) mit akropetaler und basipetaler Strömung (der Deutlichkeit halber als medialer Längsschnitt gezeichn.). Vergr. 350.

Man sieht hier den Zellsaft (= Vakuolen plus Plasma) als Centralcylinder akropetal strömen, während die äufseren Plasmapartien, gewissermafsen der Cylindermantel, basipetale Richtung innehaben.[1]) Dieser basipetale Strom dient dem Rücktransport der im Centrum der Hyphe vorwärts geschobenen Plasmamassen. So entsteht ein Bild, wie es Fig. 4 veranschaulicht.

Zwischen diesen beiden Strömen, dem akropetalen des Zellsaftes mit einem Teile des Plasmas und dem basipetalen des dünnen Cylindermantels, der aus vakuolenfreiem Körnerplasma besteht, befindet sich ein ruhender Teil Protoplasma. Diese ruhende Schicht ist zuweilen sehr dünn, so dafs sie kaum erkennbar ist. — Solche basipetale Strömung bringt alles durch den Centralstrom vorwärtsgeschobene Plasma, soweit es nicht zum Wachstum der Hyphenenden verbraucht wird, zurück. Diese Rückströmung besitzt niemals die Schnelligkeit der erstgeschilderten Strömung, die in hin- und herflutenden Bewegungen besteht. Sie geht jedoch in dieselbe über, sobald die centralen Plasmaschichten derart an Schnelligkeit zunehmen, dafs die peripheren Schichten mit in die Strömung hineingerissen

---

1) Vgl. Arthur, Annals of Botany, 1897, Bd. 11 pag. 505—506.

werden, so dafs nunmehr alles Protoplasma nach derselben Richtung strömt. Auch nach plötzlicher Temperaturerniedrigung ist sie zu finden.

b) Vergleich der Protoplasmaströmung von Mucor stol. und Phycomyces nitens mit der des Ascophanus carneus.

Die eben genannte Beobachtung trifft auch für die Strömung des Ascophanus carneus zu, auf die wir in folgendem kurz unser Augenmerk richten wollen. Ternetz[1]) vergleicht die Strömung des Ascophanus carneus mit derjenigen von Phycomyces nitens in nachstehenden Worten: „Die Protoplasmaströmung bei Ascophanus carneus (sowie bei Ascophanus pulcherimus) ist am ehesten mit der Protoplasmabewegung gewisser Mucoraceen, z. B. derjenigen von Phycomyces nitens, zu vergleichen. Aber abgesehen davon, dafs bei Phycomyces das Mycel der Querwände entbehrt, also eine einzige reich verzweigte Zelle darstellt, liegt auch darin ein Unterschied, dafs wenigstens bei hoher und tiefer Einstellung in einem Phycomyces-Faden an ein und derselben Stelle zwei entgegengesetzt läufige Bewegungen wahrnehmbar sind. Die eine kann allerdings dominieren, aber es wird dennoch eine Unterströmung stattfinden. Es handelt sich also in diesem Falle um eine eigentliche Rotation. — Dies trifft für Ascophanus carneus niemals zu. Das Plasma einer Zelle strömt immer einheitlich in der einmal angenommenen Richtung."

Hier wird also die Strömung bei Phycomyces als Rotationsströmung angesehen. — Dies ist jedoch nach meinen Beobachtungen, sowie nach Arthur[2]), nicht der Fall. Sie ist im wesentlichen dieselbe wie die des Ascophanus carneus, mit der Einschränkung, dafs den Hyphen des Phycomyces die Querwände fehlen. Es besteht aber darin ein Unterschied, dafs bei Ascophanus carneus nach Ternetz niemals gleichzeitig zwei einander entgegengesetzt gerichtete Strömungen auftreten, wie sie bei Phycomyces nitens und Mucor stol. bisweilen zu erkennen sind.

c) Zeitangaben über Beginn und Dauer der Strömung.

In ganz jungem Entwicklungsstadium, wenn die Hyphe noch mit dichtem, körnigem Protoplasma erfüllt ist, besteht noch keine Strömung. Erst nachdem der Zellfaden einige Verzweigungen gebildet hat, und mehrere Hyphenenden oder Teile des Mycels aus dem

---

1) Ternetz, Pringsh. Jahrb. Bd. 35 pag. 281 und 283.

2) Arthur l. c. pag. 493 ff.

Hängetropfen in die Luft gewachsen sind, lassen sich meistens Bewegungen des Plasmas erkennen.

Inzwischen haben auch die Safträume (Vakuolen) an Zahl und Gröfse zugenommen, und wir erhalten ein Bild, wie es Fig. 3 (vgl. auch Fig. 5) zeigt.

Hier sehen wir, wie das Plasma in den Hyphenenden stets körnige Beschaffenheit besitzt, von da allmählich in Schaum und endlich in vakuolenreiches Plasma übergeht. Die kleinen Vakuolen haben meist Kugelgestalt. In gröfserem Abstande von den Hyphenenden finden wir im allgemeinen mehr grofse, cylindrische Vakuolen, an denen man deutlich beobachten kann, dafs das der Stromrichtung nach vordere Ende stets konvexe, das hintere Ende mehr oder weniger konkave Form besitzt. Bei Umkehren der Strömung ändert sich, der Richtung entsprechend, auch diese Gestalt der Vakuolenenden (Fig. 2).



Fig. 5. Hyphenende (Phycomyces nitens) mit körnigem Plasma und kleinen Vakuolen angefüllt; basipetal allmählich in Schaum und endlich in vakuolenreiches Plasma übergehend. Vergr. 350.

In den Ausläufern von Mucor stol. und in Fruchtträgern desselben, wie auch des Phycomyces nitens, herrscht ebenfalls Strömung.

Man kann also sagen, dafs sich bei den genannten Versuchsobjekten, falls die Bedingungen für die Strömung vorhanden sind, das Plasma in allen Teilen des Mycels in einem gewissen Lebensabschnitte in Strömung befindet. Die Ausläufer und Fruchtträger sind vakuolenarm und in der Hauptsache nur mit körnigem Plasma angefüllt. —

Was die Zeit betrifft, die vergeht von Beginn der Strömung bis zum Umkehren derselben, so lassen sich hierüber keine genauen Angaben machen. Die Perioden des Strömens sowohl wie der Ruhe können Stunden oder auch nur wenige Minuten dauern. Es hängt dies gar wesentlich von der Schnelligkeit ab, mit welcher das Protoplasma sich fortbewegt. Je rascher dies geschieht, um so eher ist im allgemeinen ein Umkehren der Strömung zu erwarten.

Die Schnelligkeit, mit der alle diese Bewegungen vor sich gehen, ist sehr verschieden. Nach Arthur[1]) strömt das Plasma in

1) Arthur, Annals of Botany, 1897, Bd. 11 pag. 495.

Hyphen von Mucor stol. bei 28° C. mit einer Geschwindigkeit von durchschnittlich 3,3 mm pro Minute, also mit einer viel gröfseren Schnelligkeit als die Rotationsströmung bei Nitella oder die Circulationsströmung bei Tradescantia stattfindet. Auch ich habe bei einer Temperatur von 26 bis 28° C. gleiche Geschwindigkeit in Hyphen meiner Versuchsobjekte konstatieren können; bei 19° C. beträgt sie jedoch gewöhnlich nur 1 bis 2 mm pro Minute.

Auch die Zeitdauer der Strömung von ihrem ersten Auftreten bis zum gänzlichen Aufhören ist in den einzelnen Pilzmycelien sehr wechselnd und bedingt in der Beschaffenheit des Substrates, äufseren Einflüssen und individuellen Eigenschaften. Meist dauert sie 24 bis 48 Stunden. — Ebenso ist es mir unmöglich, genau anzugeben, wann, von der Aussaat an gerechnet, das erste Auftreten der Strömung zu erwarten ist. Dies ist hauptsächlich abhängig vom Alter der zur Aussaat benutzten Sporen und von der Temperatur, in der die Kulturen gezogen werden.

Konstatiert habe ich nur, dafs sie sowohl in Mycelien aus frischen Sporen als in solchen, die aus alten entstanden waren, gewöhnlich erst dann beginnt, wenn Hyphenenden oder Teile des Mycels über den Rand des Hängetropfens ins umgebende Luftmedium gewachsen waren.

d) Zweck der Strömung.

Die Strömung ist zu Beginn akropetal. In der Hauptsache herrscht anfangs mit kürzeren Unterbrechungen diese Art der Strömung vor. Es wird auf die Weise Material nach den Hyphenenden befördert. Während des Einströmens in die Enden findet das stärkste Wachstum statt; viel geringeres Wachstum fand ich in Hyphen, deren Plasma im Ruhezustand war, und bei basipetaler Strömung liefs sich überhaupt kein Wachstum der Hyphenenden konstatieren. —

Ist so das Pilzmycel entwickelt, dann wird Material zur Anlage der Fruchtträger gebraucht, und allmählich wird die Strömung nach dieser Seite stärker und anhaltender, besonders in dem Mafse, wie sich dieselben in die Luft erstrecken und an Gröfse zunehmen. All die körnigen Massen werden nach den Fruchtträgern befördert, wo sie sich anhäufen und zur Bildung der Sporen benutzt werden. 24 bis 48 Stunden nach Beginn der Strömung enthalten fast alle Hyphen nur noch eine Wandschicht von Plasma und Zellsaft; nur die Fruchtträger, bei Mucor stol. auch die Stolonen, sind dicht mit körnigem Plasma angefüllt. Noch später, wenn die Sporen ihre Reife erlangt

haben, enthalten auch die Fruchtträger nur noch eine Wandschicht von Plasma und Zellsaft.[1])

Die Strömung hört zuerst in den Hyphen des Mycels auf, dann in den Stolonen; in den Fruchtträgern jedoch ist bis zuletzt ganz langsame Strömung vorhanden. —

So haben wir denn die beiden Arten der Protoplasmaströmung, die in den Hyphen von Mucor stol. und Phycomyces nitens vorkommt, kennen gelernt und ihren Unterschied von derjenigen festgestellt, die sich bei Ascophanus carneus findet; wir haben die Strömung in all ihren Phasen verfolgt, uns mit ihren Eigenschaften vertraut gemacht, über die Zeitverhältnisse, soweit als möglich, informiert und über den Zweck derselben Aufschlufs verschafft.

Es bleibt mir nun am Schlusse dieser Beschreibung der Plasmabewegung nur noch eine Aufzählung der Pilze übrig, die diese Strömung besitzen. Eigener Anschauung nach konnte ich sie bei folgenden Arten konstatieren: Mucor stolonifer, Phycomyces nitens, Mucor Mucedo L., Aspergillus niger, Thamnidium elegans und Pilobolus crystallinus.

Nach Arthur[2]) soll diese Strömung noch vorkommen in Hyphen von Mucor racemosus Fries, Rhizopus elegans und Sporodinia. —

B. Beeinflussung der Strömung durch äufsere Faktoren.

Alle Arten von Protoplasmaströmung lassen sich mehr oder weniger durch die verschiedensten äufseren Faktoren in irgend einer Weise beeinflussen.[3])

Ich werde in folgendem eine Schilderung dessen geben, was mir bei den verschiedensten Einwirkungen auf die Strömung dieser Schimmelpilze aufgefallen ist, und inwieweit diese Bewegungen von äufseren Faktoren abhängig sind.

I. Einflufs des Lichtes.

Das Licht, das im Leben fast aller Organismen eine bedeutungsvolle Rolle spielt, übt auch auf die Protoplasmaströmung einen gewissen Einflufs aus.

Bevor ich auf meine eigenen Untersuchungen eingehe, will ich zum Vergleich einen kurzen Hinweis auf das geben, was über die

---

1) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle, 1867, pag. 45—46.

2) Arthur l. c. pag. 506.

3) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl. Bd. II pag. 748 ff.

Einwirkung des Lichtes auf die Bewegungen des Plasmas in anderen Objekten bekannt ist:

Der Einflufs des Lichtes auf die Protoplasmaströmung ist als Reizwirkung aufzufassen. Diese kann entweder in geringer oder starker Verzögerung resp. Beschleunigung, bisweilen sogar in Hervorrufung der Bewegungen des Plasmas bestehen, je nach der Intensität der angewandten Lichtquelle; aufserdem hängt sie von individuellen Eigenheiten der in Betracht kommenden Objekte ab. Eine Bedingung zur Erhaltung einer schon vorhandenen Strömung scheint jedoch das Licht nicht zu sein.

Besonders diffuses Licht kann bisweilen Strömung hervorrufen, während sehr intensive Beleuchtung Aufhören der Strömung und Desorganisationserscheinungen zur Folge hat.[1])

Sicher ist den konzentrierten Sonnenstrahlen eine unbedingt tötliche Wirkung zuzusprechen; schon kurze Zeit nach ihrer Einwirkung tritt eine Verlangsamung und Sistierung der Protoplasmaströmung ein. Wie jeder Reiz, so ist eben auch der Lichtreiz an bestimmte Grenzen gebunden.

Durch Wechsel von Dunkelheit und Licht wurde von Ewart[2]) eine gewisse Beschleunigung der Plasmaströmung konstatiert. Besonders deutlich machte sich diese Erscheinung nach Josings[3]) Untersuchungen dann bemerkbar, wenn die Objekte gleichzeitiger Einwirkung von Äther oder Chloroform ausgesetzt waren. —

Welchen Einflufs hat nun das Licht auf die Protoplasmaströmung von Schimmelpilzen?

Auch hier ruft die Einwirkung des Lichtes ähnliche Erscheinungen hervor, wie bei anderen Versuchsobjekten. Meine Untersuchungen beschränkten sich auf Einwirkung verschiedener Lichtintensitäten, Wechsel von Dunkelheit und Licht bei gewöhnlicher und höherer Temperatur, sowie bei gleichzeitiger Äthereinwirkung.

Bezüglich der Intensität der Lichtquelle stellte ich fest, dafs die Bewegungen regelmäfsig vor sich gingen bei diffusem Lichte.

Eine Steigerung der Lichtintensität beschleunigte die Strömung bis zu einem Maximum, über welches hinaus dieselbe in stofsweises Strömen verwandelt wurde.

---

1) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. XII pag. 326—346 und 1879 Bd. IX pag. 334.

2) Ewart, On the Physics and Physiol. of Protoplasmic Streaming in plants 1903.

3) Josing, Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36, 1901, pag. 226.

Starkes Sonnenlicht führte zu Kontraktion des Plasmas. Hierbei trat eine eigentümliche Veränderung des Plasmas ein, die besonders in sphärischer Umgestaltung und plattenförmiger Anordnung der Vakuolen bestand (Fig. 6 und 7). Das Mycel restituierte sich von dieser Desorganisation erst nach 1 bis 2 Stunden. Zu lange Belichtung durch starkes Sonnenlicht tötete die Versuchsobjekte. — Ähnliche Folgeerscheinungen stellten sich ein bei Einwirkung von Gasglühlicht, das mittels des Mikroskopspiegels auf das Objekt geworfen wurde.

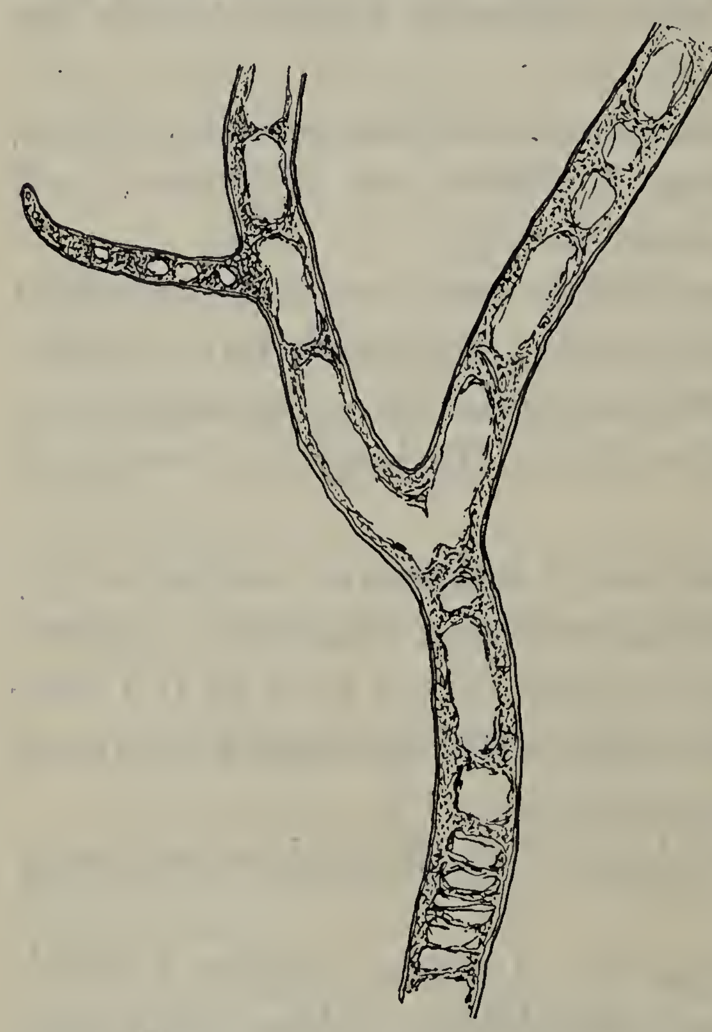


Fig. 6. Mucor stol. Durch starkes einseitiges Licht verändertes Plasma. Vergr. 350.

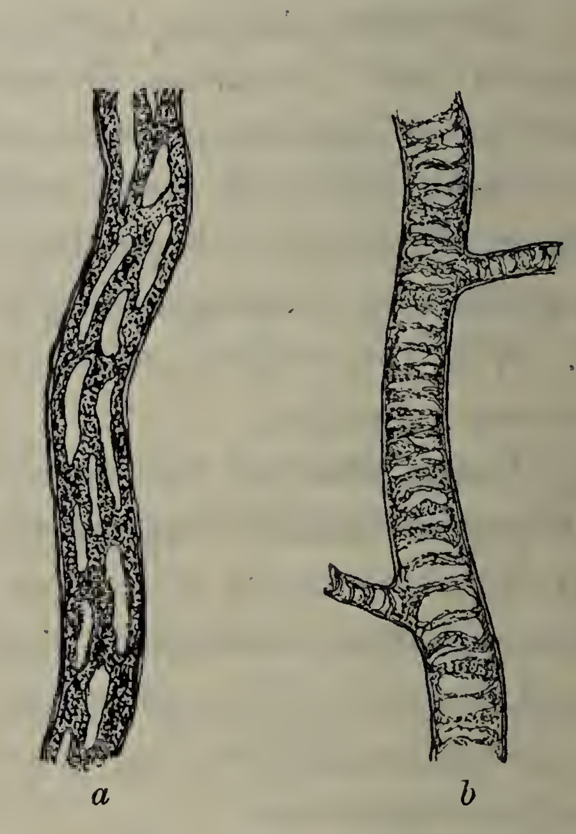


Fig. 7. Mucor stol. *a* Degenerierung und *b* plattenförmige Anordnung der Vakuolen, besonders infolge starker, einseitiger Beleuchtung (hauptsächlich durch Gasglühlicht). Vergr. 350.

Was diese Veränderungen betrifft, so erhalten wir zunächst ein Bild, wie es Fig. 7 *a* veranschaulicht. Das Plasma erscheint eigentümlich verändert, und die scharfen Konturen der Vakuolen nehmen unregelmäfsige Gestalt an. Allmählich werden die Vakuolen zu Sphäroiden umgestaltet und gehen endlich in plattige (d. h. abgeflachte) Formen über, wie Fig. 7 *b* zeigt. Nach 12 bis 24 Stunden ist diese Veränderung des Protoplasmas verschwunden und fast überall wieder reguläre Strömung eingetreten.

Wenn nur ein Lichtpunkt einwirkte, war Verlangsamung der Strömung nicht nur in der Hyphe, die sich gerade über dem Licht-

punkte befand, sondern im ganzen Mycel zu bemerken. Diese Verlangsamung der Strömung war jedoch nur eine Folgeerscheinung der Verdunkelung des ganzen Mikroskops.

Eine solche lokale Beleuchtung, wie sie der Lichtpunkt bietet, hat also keinen Einflufs auf diese Protoplasmaströmung. —

Im Dunkeln kamen die Bewegungen des Plasmas dieser Pilze bei ca. 19° C. zum Stillstand, durch Belichten wurden sie nach 2 bis 3 Minuten wieder hervorgerufen und sehr intensiv. Nach längerem Verweilen am Lichte nahmen sie allmählich wieder ihre frühere Schnelligkeit an. Auch bei Kulturen, die direkt im Dunkeln angelegt wurden, war nach Entwicklung des Mycels zunächst keine Strömung zu sehen. Dieselbe trat erst nach 2 bis 3 Minuten ein. —

Das Plasma solcher Schimmelpilze scheint also für den Lichtreiz noch empfänglicher zu sein, als das anderer Pflanzenzellen, bei denen sich der Wechsel zwischen Licht und Dunkelheit wohl bemerkbar macht, jedoch nicht gänzliches Einstellen der Strömung im Dunkeln zur Folge hat[1]).

Die Strömung meiner Versuchsobjekte liefs sich durch wiederholte Verdunkelung beliebig oft zum Stillstand bringen und wurde bereits nach zweistündiger Verdunkelung eingestellt, kehrte jedoch bei darauffolgender Belichtung schon nach 2 bis 3 Minuten zurück.

Bei höherer Temperatur (ca. 26° C.) wurden die Bewegungen des Plasmas im Dunkeln zwar nicht ganz eingestellt, doch bedeutend verlangsamt. Am Lichte trat starke Beschleunigung ein, und nach 1 bis 5 Minuten erreichten sie wieder ihre frühere Schnelligkeit. Eine Beeinflussung durch das Licht ist also auch hier nicht zu verkennen.

Was endlich meine Versuche über Wechsel von Licht und Dunkelheit bei gleichzeitigem Ätherisieren betrifft, so ergab sich folgendes:

Während es Josing[2]) gelang, seine Versuchsobjekte durch Ätherisieren in einen für Lichtreiz empfänglicheren Zustand zu versetzen, so dafs dieselben dann im Dunkeln die Strömung aufhören liefsen, schienen sich meine Schimmelpilze, wie oben geschildert, bereits normaler Weise, ohne Ätherisieren, in einem derartigen reizempfänglichen Zustande zu befinden.

Bei vorherigem Verdunkeln und gleichzeitiger Äthereinwirkung (1/4 %) trat die Strömung erst nach 1/4 stündiger Belichtung langsam wieder auf und kehrte nur ganz allmählich wieder zurück.

1) Vergl. Kretzschmar, Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1903, Bd. 39 pag. 285.

2) Josing, Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36, 1901, pag. 226.

Beschleunigung der Bewegungen des Plasmas bei Belichten ätherisierter Objekte liefs sich also hier nicht konstatieren. Der Äther scheint also auf das Protoplasma in Hyphen solcher Schimmelpilze stärker einzuwirken als auf das anderer Pflanzenzellen.

II. Einflufs der Temperatur.

Auch die Einwirkungen der Temperatur auf die Protoplasmaströmung sind Reizerscheinungen. Sie wurden noch eingehender als die des Lichtes von den verschiedensten Forschern studiert[1]).

Die Untersuchungen ergaben, dafs die Strömung nur innerhalb gewisser Temperaturgrenzen[2]) stattfindet, und dafs eine Steigerung der Temperatur bis zu einem gewissen Grade für die Bewegungen förderlich ist, ja bisweilen sogar dieselben hervorruft[3]).

Man hat für die Strömung der einzelnen Pflanzen Minimal- sowie Optimaltemperatur ermittelt[4]) und festgestellt, dafs bei Überschreitung der oberen und unteren Temperaturgrenze das Plasma in den Zustand der „Wärmestarre“ resp. „Kältestarre“ eintritt[5]). Abnorme Temperaturen bewirken Desorganisationserscheinungen des Protoplasmas[6]).

Auch Temperaturschwankungen üben einen gewissen Einflufs auf die Strömung aus. Sie vermögen dieselbe in nichtströmenden Objekten hervorzurufen oder zu sistieren und wandeln regelmäfsige Strömung bisweilen in stofsweises Strömen um[7]).

Aus meinen Untersuchungen geht hervor, dafs Wärme auch für die Protoplasmaströmung unserer Schimmelpilze ein bedeutender Faktor ist. Auch hier war eine gewisse Erhöhung der Temperatur für die Bewegungen förderlich und vermochte sie sogar in nicht mehr strömenden Präparaten wieder hervorzurufen.

Zu hohe Temperatur erzeugte Störungen, die sich in ruckweiser Strömung bemerkbar machten.

Bei ca. 55° C. trat gänzliches Aufhören der Strömung, plötzliche Kontraktion des Plasmas und Tod des Präparates ein.

---

1) Siehe Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. II pag. 751.

2) Hofmeister, Pflanzenzelle, pag. 47.

3) Corti, vergl. Dutrochet, Annal. d. sc. nat. 1838, Bd. 9 pag. 24.

4) Sachs, Flora 1863 pag. 39. — Cohn, Bot. Zeitung 1871 pag. 723. — Velten, Flora 1876 pag. 198 und 199 und pag. 210ff.

5) Sachs, Flora 1864 pag. 68.

6) Klemm, Jahrb. Bd. 28, pag. 635ff.

7) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl. Bd. II pag. 751ff. und pag. 765. — Hörmann, Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen pag. 45.

Das Optimum der Strömung liegt für Mucor stol. bei 26° C., für Phycomyces nitens bei 28° C.

Das Minimum der Strömung für Mucor stol. ist 10 bis 12° C., für Phycomyces nitens 13 bis 15° C.

Bevor ich auf den Einflufs von Temperaturschwankungen näher eingehe, will ich hier folgende Beobachtungen erwähnen:

Bei Präparaten, die bei gleichmäfsiger Temperatur von 26° C. kultiviert wurden, trat die Strömung bereits in ziemlich jungem Stadium auf, d. h. immer erst, nachdem eine Verzweigung stattgefunden hatte; bei solchen jedoch, die erst aus einem einzigen Faden bestanden, liefs sich auch bei dieser Temperatur keine Strömung nachweisen.

Dieselbe trat aber auch bei 26° erst dann auf, wenn die Hyphen nicht mehr völlig mit körnigem Plasma angefüllt waren, und sich bereits einige Vakuolen gebildet hatten.

Sicher ist somit, dafs Wärme sehr förderlich für die Protoplasmaströmung ist, da sie bei einer Temperatur von 26° schon in jüngeren Stadien eintritt, als es bei 18 bis 19° der Fall ist, und da Präparate, die bei 18 bis 19° C. nicht strömten, durch Temperaturerhöhung auf 26° bereits nach Verlauf einer halben Stunde lebhafte Strömung zeigten.

Auch Temperaturschwankungen sind für die Protoplasmaströmung von Mucor stol. und Phycomyces nitens von gewisser Bedeutung, und zwar übt plötzlicher Wechsel von niederer Temperatur (19°) zu höherer (26°) auf das Protoplasma einen Reiz aus, wodurch Strömung ausgelöst wird. Im umgekehrten Falle tritt Stillstand ein, aufser wenn über das Optimum erhitzt und plötzlich bis ca. 26° abgekühlt wurde.

Es ist dann wieder lebhafte Strömung zu sehen. Ein und dasselbe Präparat vermochte auch mehrmals auf Temperaturschwankungen zu reagieren. Bei Präparaten, deren Plasma nicht mehr strömte, liefs sich durch starke Abkühlung (+ 5°) und darauffolgende Erwärmung (19° C.) die zum Stillstand gekommene Strömung wieder hervorbringen.

Wir finden also durch diese Versuchsergebnisse, die den Einflufs der Temperatur auf die Bewegungen des Plasmas betreffen, die von den verschiedenen Forschern für die Strömung chlorophyllhaltiger Pflanzen gewonnenen Resultate in der Hauptsache auch für die Bewegungen in Pilzhyphen bestätigt.

III. Einflufs von Verletzungen.

Bekanntlich werden alle Bewegungen im Pflanzenreiche mehr oder weniger durch mechanische Eingriffe (Druck, Stofs, Verwundung)

beeinflufst[1]). Zwar verträgt der Protoplasmakörper vermöge seiner plastischen Eigenschaften[2]) ansehnliche Deformationen, die ohne Tötung bis zum Abreifsen einzelner Partien und bis zu weitgehender Zerklüftung gesteigert werden können, so dafs die Plasmaströmung bei derartigen Eingriffen häufig fortgesetzt wird[3]); doch tritt zuweilen auch bei solcher Behandlung transitorisch eine Verlangsamung oder Sistierung[4]) ein, worauf eine allerdings nur vorübergehende Beschleunigung folgen kann.

Den stärksten Einflufs übt eine Verwundung auf die Plasmaströmung aus, mag sie durch mechanische Eingriffe oder auf andere Weise bewirkt werden. Tatsächlich entsteht durch eine Verletzung vielfach eine Beschleunigung oder Erweckung einer sichtbaren Protoplasmaströmung, wie aus den Arbeiten von Frank[5]), Velten[6]), Keller[7]), Hauptfleisch[8]) und Kretzschmar[9]) hervorgeht. —

Wie verhält sich nun die Plasmaströmung in Pilzhyphen gegen derartige mechanische Eingriffe?

Nach Ternetz[10]) stockt die Strömung bei Ascophanus carneus in verletzten Zellen augenblicklich. Nicht nur die verletzte Zelle, sondern auch die an diese angrenzenden sterben ab und die infolge der Verletzung sistierte Bewegung wird nicht wieder aufgenommen.

Meine Untersuchungen über den Einflufs von Verletzungen auf die Plasmaströmung in Hyphen von Mucor stol. und Phycomyces nitens bestanden im Zerschneiden der Hyphen, Abtrennen eines Mycelstückes und Abschneiden der Köpfchen; ferner versuchte ich durch Druck auf das Deckglas Strömung zu erzielen.

Aus meinen Versuchen ging hervor, dafs sich Mucor stol. und Phycomyces nitens verschieden gegen Verletzungen verhielten; letzterer erwies sich gegen mechanische Eingriffe viel empfindlicher als Mucor stol.

---

1) Pfeffer, Pflanzenphys. II. Aufl. Bd. II § 153.

2) Pfeffer, Pflanzenphys. II. Aufl. Bd. II §§ 137, 140.

3) Pfeffer, Pflanzenphys. II. Aufl. Bd. II pag. 817.

4) Dutrochet, Annal d. science nat. 1838, II. sér., Bd. 9 pag. 32. — Hofmeister, Pflanzenzelle pag. 50. — Hauptfleisch, Jahrb. für wiss. Bot. 1892, Bd. 24 pag. 217. — Hörmann, Studien über d. Protoplasmastr. b. d. Characeen, 1898.

5) Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8 pag. 220, 292.

6) Velten, Bot. Zeitung 1872, pag. 672.

7) Keller, Über Protoplasmaströmung im Pflanzenreich.

8) Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot., 1892, Bd. 24 pag. 190.

9) Kretzschmar, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39 pag. 279ff.

10) Ternetz l. c. pag. 282 und 283.

A. Verletzung durch Zerschneiden der Hyphen.

Zerschneiden des Mycels hatte bei Mucor stol. sofort schnelles, ruckweises Strömen zur Folge, das sich mindestens in $^1/_3$ der Hyphen des Mycels bemerkbar machte, also ziemlich weit zurückgriff. Nach wenigen Sekunden hörte die Strömung auf und kehrte erst nach Verlauf mehrerer Stunden wieder. Momentan ist hier freilich eine Beschleunigung vorhanden, doch kommt dies daher, dafs infolge des Schnittes das Plasma durch die vorher straff gespannte und nun plötzlich zusammenfallende Zellwand zu raschem Austreten gezwungen wird; eine länger dauernde Beschleunigung konnte ich nie beobachten.

Phycomyces nitens war viel empfindlicher gegen Zerschneiden der Hyphen als Mucor stol. Bei Phycomyces wurde zwar das Wachstum nur relativ beeinträchtigt, indem Gemmenbildung eintrat, die normale Strömung aber gänzlich zum Aufhören gebracht.

Durch Temperaturerhöhung über das Optimum konnte ich auch in solchen verletzten Präparaten ruckweises Strömen hervorbringen. Da dies jedoch bei unverletzten Präparaten ebenfalls eintritt, ist es nicht als Folge der Verletzung zu betrachten.

B. Verletzung durch Abschneiden eines Stück Mycels.

Während es nach den Untersuchungen von Ternetz[1]) bei Ascophanus carneus nicht möglich war, dafs sich ein abgetrenntes Mycelstück wieder zu einem strömenden Individuum entwickelte, indem die Verletzung den Tod desselben zur Folge hatte, liefs sich Mucor stol. durch die Verletzung nur wenig beeinträchtigen. Zwar stockte die Strömung, ging nach der Verletzung in ruckweises Strömen über und hörte endlich ganz auf.

Nach 24 Stunden war jedoch die Wundstelle des alten Mycels vernarbt, und das abgetrennte Teilstück zu einem strömenden Exemplar herangewachsen, das sich in keiner Weise von einem unverletzten Präparate unterschied. Gemmen, wie bei verletzten Phycomycesmycelien, waren nicht gebildet worden. Von einer Beschleunigung resp. Hervorrufung der Strömung durch Verletzung, wie sie Keller[2]), Kretzschmar[3]) etc. bei Verletzungen chlorophyllhaltiger Pflanzen konstatierten, ist also bei verletzten Pilzmycelien nichts zu bemerken.

---

1) Ternetz l. c. pag. 282 und 283.

2) J. Keller, Über Protoplasmaströmung im Pflanzenreich, 1890, pag. 17 und 18.

3) Kretzschmar, Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39 pag. 279ff.

C. Verletzung durch Abschneiden der Köpfchen.

Eine solche Verletzung war als der stärkste mechanische Eingriff zu betrachten; denn die Strömung hörte darnach sofort auf und das Präparat ging in den meisten Fällen tot.

D. Druck auf das Deckglas.

Durch Druck auf verschiedene Stellen des Deckglases mittels einer feinen Nadelspitze liefsen sich in strömungslosen Hyphen keine merklichen Bewegungen erzielen.

In Hyphen, deren Plasma lebhafte Strömung zeigte, hörte die selbe auf, solange der Druck ausgeübt wurde. Gleich darauf kehrte sie jedoch stets wieder zurück.

Verletzungen beeinflussen somit die Plasmaströmung in Pilzhyphen in der Weise, dafs sie plötzlich einen Teil des Plasmas aus den Hyphen austreten lassen und hiernach die Strömung für einige Zeit oder für immer zum Stillstand bringen. Regelmäfsige, länger anhaltende Strömung, wie z. B. bei Vallisneria, wird durch derartige mechanische Eingriffe nicht hervorgebracht.

IV. Einflufs des Substrats.

Beschaffenheit des Substrats in bezug auf die Strömung.

Da nach Pfeffer[1]) alles vitale Geschehen vom Stoffumsatz abhängt, so ist es natürlich, dafs das Substrat, auf dem die Schimmelpilze wachsen, auf alle Lebensfunktionen[2]) somit auch auf die Plasmaströmung derselben einen gewissen Einflufs haben mufs. Dies suchte ich in folgendem zu entscheiden:

Der Weg war ganz natürlich gegeben. Ich brauchte zu meinen Untersuchungen eine Nährlösung, der ich in verschiedenem Prozentsatze die einzelnen Stoffe zufügte.

Als geeignetste Nährlösung, welche gut strömende Präparate lieferte, wurde nach vielen Versuchen die folgende erkannt. Sie enthielt in 100 ccm:

0,06 % Kaliumnitrat,
0,06 % Magnesiumsulfat,
0,06 % Kaliummonophosphat,
4 % Glyzerin,
1 % Pepton.

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. I Kap. VII. — Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. II pag. 793 und 794.

2) Eschenhagen, Einflufs der Lösungen verschied. Conc. auf Schimmelpilze, 1889.

Auf dieser Nährlösung entwickelten sich die Pilzmycelien ziemlich kräftig, zeigten starkes Wachstum und waren weniger fein verästelt als auf anderen, so dafs sich die Bewegungen des Plasmas sehr deutlich beobachten liefsen.

Aufserdem benutzte ich bisweilen noch eine Zuckerlösung, der ich statt Glycerin zirka 5 % Rohrzucker zufügte.

Auch auf dieser erhielt ich gut wachsende Präparate mit lebhafter Strömung.

Wandte ich Nährgelatine an, so wurden der oben genannten Nährlösung 8,5 % Gelatine zugegeben.

Was die Stickstoffquelle anbetrifft, so war es gleich, ob ich Pepton oder dieselbe Quantität Fleischextrakt benutzte. Zusatz von Pepton resp. Fleischextrakt in gröfserer Menge hatte zwar stärkere Ausbildung der Hyphen zur Folge, aber keinen Einflufs auf die Strömung. Ebenso hatte Weglassen oder Zufügen einiger Tropfen von Eisenchloridlösung keine Einwirkung auf dieselbe.

Auf Mistdekokt, Pflaumensaft, stark verdünntem Zitronensaft gewachsene Präparate lieferten ebenfalls Mycelien mit mehr oder weniger starker Plasmaströmung, falls diese Lösungen nicht zuviel Säure enthielten.

Im allgemeinen läfst sich sagen, dafs bei normaler Ernährung und gutem Wachstum lebhaftes Strömen eintritt, dafs aber, wie bekannt ist, dasselbe auch bei mangelhafter Ernährung möglich sein kann.

Desgleichen lieferten höhere Konzentrationen (mit Zusatz einer gröfseren Quantität Zucker oder Salpeter), soweit sie Wachsen der Hyphen gestatteten, noch Objekte mit Plasmaströmung.

V. Osmotische Einwirkungen.

(Konzentrationsdifferenzen.)

Bereits Keller[1]) konnte dadurch, dafs Elodea-Sprosse in zweiprozentige Salpeterlösung gebracht und nach einiger Zeit in Wasser übertragen wurden, lebhafte Strömung konstatieren.

Arthur[2]) erhielt in einer Kultur von Mucor stol. bei Anwendung eines Tropfens 20- (oder 15-)prozentiger Kalinitratlösung eine lebhafte Bewegung für einige Zeit gegen die Stelle, wo der Tropfen zugefügt war.

Was nun die Ternetz'schen Versuche betrifft, so galt es, die Untersuchung zu führen, inwieweit die dort für Ascophanus carneus

1) Keller l. c. pag. 20.

2) Arthur, Annals of Botany 1897, Bd. XI pag. 506.

gewonnenen Resultate für meine Versuchsobjekte, also besonders Mucor stol. und Phycomyces nitens Geltung hätten. Gern hätte ich die Versuche zunächst mit Ascophanus carneus ausgeführt, doch waren meine Bemühungen, keimfähiges Sporenmaterial dieses Pilzes zu erhalten, leider erfolglos. Auch das Ausgangsmaterial der Ternetzschen Arbeit, das mir gütigst von Herrn Professor Dr. Klebs überlassen wurde, erwies sich nicht mehr keimfähig. Alle möglichen angesetzten Mistkulturen führten ebenfalls nicht ans Ziel.

So blieb mir denn nichts anderes übrig, als von vornherein mit Mucor stol. und Phycomyces nitens zu experimentieren und die Ternetz'schen Angaben zu Vergleichen heranzuziehen.

Die von Ternetz[1]) mit Ascophanus carneus angestellten Versuche bestanden im wesentlichen in Hervorrufung von Konzentrationsdifferenzen in der Umgebung der Hyphe resp. eines Mycelstückes. Dies geschah durch Zusatz von Lösungen osmotisch wirkender Substanzen, besonders Rohrzuckerlösung (10 %).

Als Resultat ergab sich, dafs stets Zuströmen des Plasmas nach der Stelle erfolgte, an der diese Lösungen zugesetzt wurden. Es liefs sich hierdurch die Strömung in ihrer Richtung beeinflussen und in strömungslosen Hyphen sogar hervorrufen.

Zusatz von Wasser an der Spitze einer Hyphe mit starker basipetaler Plasmabewegung bewirkte Beschleunigung, auf die Basis gebracht, Stockung des Stromes.

Wurden Lösungen verschiedener Konzentration angewendet, so erfolgte ein Zuströmen nach der Stelle, an der sich die höher konzentrierte Lösung befand, falls nicht der Prozentsatz derselben an osmotisch wirksamer Substanz so hoch war, dafs Plasmolyse eintrat.

Meine Versuche ergaben die Tatsache, dafs bei Mucor stol. und Phycomyces nitens die Resultate ganz dieselben sind wie bei Ascophanus carneus. Auch mit Lösungen von Salpeter, Dextrose und anderen wasserentziehenden Substanzen liefsen sich die Versuche ausführen und gelangen ebenso gut, wenn die Stoffe in geeigneter Konzentration angewandt wurden.

Somit ist mit Sicherheit nachgewiesen, dafs sich in Pilzmycelien durch wasserentziehende Medien Strömung erzielen läfst. Es war nur noch zu ermitteln, ob dies unter allen Umständen der Fall ist.

Zunächst wollte ich feststellen, ob auch bei Ausschlufs der für die Plasmaströmung sehr günstigen Wärme bei Präparaten, die bei

---

1) Ternetz, Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35 pag. 286/287.

19° C. noch strömten und bei 10° C. die Strömung eingestellt hatten, durch 10proz. Zuckerlösung Zuströmen bewirkt wurde.

Zu diesem Zwecke brachte ich strömende Präparate aus Zimmertemperatur (19° C.) in einen Raum von + 7° und liefs, nachdem die Strömnng aufgehört hatte, vom Rande her 10proz. Rohrzuckerlösung zuströmen. Nach wenigen Sekunden kam auch hier die Strömung wieder zustande, zwar viel langsamer als bei Zimmertemperatur, doch immerhin so, dafs man ganz deutlich Zuströmen nach der Zuckerlösung beobachten konnte.

Noch ein anderer Fall sei hier erwähnt, wo Zuckerlösung Strömung bewirkte, d. i. bei ätherisierten Objekten:

In einer mit $^1/_2$proz. Ätherlösung gefüllten Kammer hört, wie schon früher erwähnt, die Plasmaströmung auf (siehe Einflufs des Lichtes); doch kann man sie, wenn man seitlich Zuckerlösung zufliefsen läfst, stets wieder hervorbringen und sogar umkehren, wenn man auswäscht und Zuckerlösung von der andern Seite zusetzt.

Somit scheint sich nach all den Versuchen bei diesen Schimmelpilzen durch wasserentziehende Medien stets Strömung erzielen zu lassen.

Da jedoch dieses Hervorrufen von Plasmaströmung und Beeinflussen in ihrer Richtung nur kurze Zeit anhält[1]), nämlich bis der Turgor, welcher durch Wasserentzug lokal vermindert worden war, sich im Zellfaden wieder ausgeglichen hat, lag es mir daran, auch länger andauernde Strömung mittels wasserentziehender Medien zu erhalten. Zu diesem Zwecke stellte ich einen kontinuierlichen Strom von Rohrzuckerlösung und Wasser, d. h. ein ständiges Konzentrationsgefälle her und erhielt auf diese Weise längeres Strömen nach der Zuckerlösung.

Ich liefs nun beständig von einer Seite Rohrzuckerlösung, von der anderen Wasser zuströmen und sorgte für regelmäfsigen Zu- und Abflufs, den ich mittels Filtrierpapierstreifen bewirkte. Zu diesem Versuche benutzte ich ein lebhaft strömendes Mucor-Präparat und erzielte wie immer Strömung nach der Zuckerlösung. Wurden die Schälchen mit Rohrzuckerlösung und Wasser stets nach ca. 5 Minuten vertauscht, so liefs sich dieser Versuch beliebig oft ausführen. Man kann somit hier durch Zuckerlösung, so oft man will, eine Umkehr erzielen. Bisweilen ist auch hier vor dem völligen Umkehren akropetale Strömung der centralen Schichten zu sehen, während die peripheren basipetale

---

1) Siehe Ternetz l. c. pag. 288.

Richtung zeigen. Sogar direkt unter Deckglas läfst sich auf diese Art Strömung hervorrufen, während sonst direkt unter Nährlösung keine Strömung zu sehen ist (siehe submerse Versuche, pag. 23 und 24).

Wurden bei Verwendung eines anderen Präparates die beiden Uhrgläschen nicht vertauscht, so erhielt ich ca. 1/4 Stunde lang Strömung nach der Zuckerlösung. Dann traten jedoch Stockungen und stofsweises entgegengesetztes Strömen ein, bis plötzlich ein Teil des Mycels zerrifs und aus verschiedenen Hyphen Plasmamassen herausgeprefst wurden (siehe Fig. 8); hiernach hörte die Strömung ganz auf. Wurden nun die Schälchen in der Weise vertauscht, dafs die mit Rohrzuckerlösung gefüllte Schale an die Seite kam, von woher Wasser zuströmte, und die mit Wasser gefüllte an die andere Seite, so liefs sich die gänzlich eingestellte Strömung auf kurze Zeit (ca. 2 Minuten) wieder hervorbringen, und zwar strömte das Plasma auch hier wieder nach der Zuckerlösung. Doch war die Strömung mit Stockungen verknüpft und hörte schliefslich ganz auf, da abermals einige Hyphen zerplatzten. Bei nochmaligem Wechsel der beiden Schälchen liefs sich bei diesem Präparat begreiflicherweise keine Strömung wieder hervorbringen.



Fig. 8. Mucor stol. Bei raschem Hindurchsaugen von Luft geplatzte Hyphe. Vergr. 350.

Mit 5proz. Rohrzuckerlösung konnte ich diese Versuche ebenfalls ausführen, doch waren die erzielten Erfolge weniger deutlich.

Während bei den Ternetz'schen Versuchen das Zuströmen nach der Zuckerlösung immer nur wenige Sekunden dauerte, war es mir somit möglich, durch ständiges Konzentrationsgefälle die Strömung ca. 1/4 Stunde lang nach der Zuckerlösung zu dirigieren. Der Unterschied liegt nur in der Verschiedenheit der Versuchsanstellung.

In vorstehendem habe ich gezeigt, dafs sich durch Konzentrationsdifferenzen, die dadurch hergestellt waren, dafs zur ursprünglichen Nährlösung Zuckerlösung (10 %) entweder allein oder unter gleichzeitiger Zufuhr von Wasser zugesetzt wurde, Strömung erzielen läfst. — Die geschilderten osmotischen Effekte konnte ich jedoch auch

schon erreichen durch einseitiges Zusetzen von Wasser zum Nährsubstrat oder durch Übertragen der Präparate in Wasser, da auch dies Konzentrationsdifferenzen bewirkt.

In strömungslosen Objekten wurde durch einseitigen Wasserzuflufs Strömung hervorgerufen und bereits bestehende stark beschleunigt. Übertragen in Wasser hatte zumeist ruckweises Strömen zur Folge, das nach 5 bis 10 Minuten ganz aufhörte. Bei Präparaten, die auf hochkonzentrierten Nährlösungen gezogen waren, trat bei Übertragen in Wasser zunächst ruckweises Strömen ein, worauf ein Teil der Hyphen des Mycels zerplatzte, und Desorganisationen des Plasmas entstanden (siehe Abbildung 7a und b), die denen, die durch Licht hervorgerufen waren, glichen.

Auch Übertragen von Präparaten in Nährlösungen von höherer oder geringerer Konzentration hatte ruckweises Strömen zur Folge.

Aus den erwähnten Versuchsergebnissen geht hervor, dafs bei völliger Homogenität des Nährsubstrats bei submersen Objekten keine Strömung besteht. Eine solche ist immer erst möglich durch Konzentrationsänderung.

Nun möchte ich noch einiges nachtragen über die Wirkung des Wassers bei strömenden Präparaten.

Wir hatten bereits erfahren, dafs in Hyphen mit starker basipetaler Plasmabewegung Wasser, an der Spitze zugesetzt, Beschleunigung hervorruft, wenn auf die Basis gebracht, jedoch Stockung.

In solchen Hyphen, in denen also durch Zusatz von Wasser Beschleunigung erfolgte, zeigte sich ferner, dafs dieselben bisweilen an einigen Stellen um ca. 0,0038 mm breiter wurden.

Bei Wasserzufuhr wurden die Vakuolen länger und nahmen aufserdem, besonders am Vorderende, an Breite zu. Die Breitendifferenz zwischen Vorder- und Hinterende betrug ca. 0,004 mm (Mittelwert) bei einer Dicke der Hyphen von 0,08 mm.

Es wurde hierdurch die pralle Hyphenwand bald erweitert, bald wieder zusammengezogen, so oft eine grofse Vakuole die von mir beobachtete Hyphe durchströmte.

Diffuses Zuführen von Wasser ergab zunächst ebenfalls Beschleunigung, doch gar bald trat ruckweises Strömen ein und nach 20 Minuten völliges Aufhören. Die Vakuolen verkleinern sich mit dem Schwächerwerden der Strömung immer mehr, so dafs das Plasma fast überall als schäumige Masse erscheint. Zuletzt ist das ganze Plasma nur noch als Körnerplasma vorhanden. — Der Umstand, dafs bei diffusem Zutritt von Wasser die Vakuolen kleiner werden und

zuletzt fast ganz verschwinden, beweist, dafs hier allmählich Wasser ins umgebende Medium (Wasser) austritt. — Nach alledem ist also die Protoplasmaströmung durch die Folgen einseitiger Wasserentziehung bewirkt.

Solche Wasserentziehung, die auch durch eine Verkleinerung der Vakuolen bemerklich wird, hat naturgemäfs eine nach der konzentrierteren Lösung hin gerichtete Wasserbewegung in den Zellen zur Folge.

Offenbar wird aber durch diese Wasserentziehung das zähflüssige Plasma mitgerissen und in die besagte Bewegung versetzt.

VI. Transpirationswirkungen.

Im vorigen Kapitel habe ich erörtert, wie durch osmotische Wirkungen Plasmaströmungen entstehen.

Solche osmotisch wirksame Konzentrationsdifferenzen sind jedoch nicht die einzige Ursache von Strömungen.

Meine Untersuchungen ergaben, dafs sich Bewegungen des Plasmas auch auf andere Weise hervorbringen lassen.

Ein nicht unwesentlicher Faktor am Zustandekommen von Strömungen in Hyphen von Schimmelpilzen ist in der Transpiration gegeben.

Bei den bisher geschilderten Versuchen handelte es sich immer um Präparate, die vollkommen in Flüssigkeit eingebettet waren. Hier liefs sich durch Konzentrationsdifferenzen Strömung hervorbringen. Bei Homogenität des Nährsubstrates findet jedoch submers keine Strömung statt, wie aus folgenden Versuchen hervorgeht.

Wurde zu einem lebhaft strömenden Präparate tropfenweise Nährlösung zugefügt bis sich das ganze Mycel in submersem Zustande befand, so trat ruckweise Strömung ein, nach 5 bis 10 Minuten hörte dieselbe überall auf.

Dies liefs sich auf folgende Weise erkennen:

Das Immersionsobjektiv wurde entweder in die über den Hyphen befindliche Nährlösung eingetaucht oder das Präparat wurde von unten mittels umgekehrtem Mikroskop betrachtet.

Auch direkt unter Deckglas konnte ich bei Sporen, die mittels Gelatine fixiert und rings von Nährlösung umgeben waren, keine Strömung und schlechte Entwicklung konstatieren. Nur am Rande des Deckglases befindliche Sporen waren kräftig entwickelt und lieferten Exemplare mit lebhafter Strömung, da die Enden der Hyphen mit der Luft in Berührung waren, also transpirieren konnten.

Da ich den Strömungserfolg anfangs dem lebhaften Sauerstoffbedürfnis zuschrieb, so legte ich zunächst Deckglaskulturen an, die sich derart von den vorigen unterschieden, dafs sich eine Luftblase unter dem Deckglase befand, erhielt jedoch auch auf diese Weise keine strömenden Objekte.

Die Plasmaströmung dieser Schimmelpilze trat also gewöhnlich immer erst ein, sobald die Hyphen über den Rand des Hängetropfens ins Luftmedium hinausgewachsen waren.



Fig. 9. Phycomyces nitens. Bei raschem Hindurchsaugen von Luft (durch die Gaskammer, in der sich das Präparat befand) infolge starker Transpiration eingefallene Hyphen. Vergr. 350.

Für diese Erscheinung waren zwei Ursachen denkbar. Sie konnte erstens durch Transpirationswirkungen zustande kommen und zweitens durch lebhaftes Sauerstoffbedürfnis bedingt sein. — Da für die Transpiration mehr Gründe sprechen, will ich zuerst darauf eingehen.

Ich will zunächst nochmals hervorheben, dafs submers bei Homogenität des Nährsubstrates keine Strömung besteht. Desgleichen kommt in völlig dampfgesättigtem Raume bald jegliches Strömen zum Stillstand.

Dies zeigte sich sowohl in sogenannten feuchten Kammern, die aus Objektträgern mit Glasring bestanden, als auch z. B. in der dem Durchleiten von Gasen dienenden Messingkammer (siehe Fig. 1), die mit feuchtem Fliefspapier ausgekleidet war. Auch hier wurde die Strömung alsbald merklich langsamer und hörte schliefslich ganz auf.

Selbst bei Präparaten, die ich in Kammern aus Papprähmchen kultivierte, war zunächst, wenn ich diese unter der mit dampfgesättigter Luft erfüllten Glasglocke hervornahm, keine Strömung zu beobachten. Dieselbe trat nach 2 bis 3 Minuten ein, sobald Transpiration stattfand.

Übertragen von Präparaten aus einem dampfgesättigten Luftraum in ungesättigte Luft, also schon in gewöhnliche Zimmerluft, rief Strömung hervor, die durch gesteigerte Transpiration immer lebhafter wurde.

Zu trockene Luft und zu langes Verweilen in Zimmerluft hatte wohl zunächst Beschleunigung, nach 5 bis 15 Minuten jedoch infolge zu starker Transpiration Zusammenschrumpfen der Hyphen zur Folge (s. Fig. 9).

Wiederholt konnte ich beobachten, dafs gesteigerte Transpiration und demgemäfs ein trockener Luftstrom bereits bestehende Strömung stark beschleunigte und in nicht strömenden Präparaten Strömung hervorrief, wenn ich durch die obenerwähnte Messingkammer Zimmerluft hindurchleitete.

Bei raschem Hindurchsaugen von Zimmerluft wurde die Strömung zu sehr ansehnlicher Schnelligkeit veranlafst. Dieselbe endete mit dem Zusammenschrumpfen einiger und Platzen einer ganzen Anzahl Hyphen des Mycels (siehe Fig. 8 und 9).

Da diese Erscheinung noch näherer Erklärung bedarf, will ich hier nur die Tatsache des Platzens erwähnen und mich auf keine Erörterung einlassen.

Hindurchsaugen eines dampfgesättigten Luftstromes hatte Einstellen jeglicher Plasmabewegung zur Folge.

Aus dem Nichtströmen in einem dampfgesättigten Luftstrome ergibt sich, dafs Luftströmung als solche nicht nötig ist für die Plasmabewegung.

Nach obigem ist es verständlich, dafs Plasmaströmung auch eintrat, wenn die im Hängetropfen befindlichen Präparate auf eine Glaskammer gelegt wurden, deren Boden mit Gemischen von Wasser und Glycerin bedeckt war; denn hierdurch wurde ja die Menge des Wasserdampfes in der Kammer herabgedrückt und somit Transpiration von seiten der Pilzhyphen erwirkt.

Alle bisher erwähnten Versuche haben also ergeben, dafs Plasmaströmung durch Transpirationswirkungen zustande kommen kann.

Die Erscheinung, dafs die Strömung gewöhnlich erst dann auftrat, wenn Hyphenenden oder Teile des Mycels über den Rand des Hängetropfens ins umgebende Luftmedium hinausragten, liefs mich ferner vermuten, dafs die Strömung aufser auf Transpirationswirkungen auch auf lebhaftem Sauerstoffbedürfnis beruhen könnte.

Ist es doch erwiesen, dafs ohne Sauerstoff, Strömung auf die Dauer nicht bestehen kann.[1])

Um also zu ermitteln, welchen Anteil der Sauerstoff am Zustandekommen der Strömung hat, leitete ich zunächst reinen Sauerstoff durch die Gaskammer, in der sich meine Präparate befanden. Die Strömung erfuhr hierdurch eine geringe Beschleunigung, ebenso bei Gemischen desselben mit Luft.

Durchleiten von chemisch reinem Wasserstoff hatte Schwächerwerden und Aufhören der Strömung nach zirka 5 Minuten zur Folge; bei Anwendung von Gemischen von Wasserstoff mit Sauerstoff kam sie allmählich wieder.

Folglich ist ein gewisses Quantum Sauerstoff zur Aufrechterhaltung von Strömung nötig.

Nunmehr galt es zu entscheiden: Inwieweit hört diese Transpirationsströmung bei veränderter Partiärpressung auf oder nicht?

Mittels der Wasserstrahlpumpe hätte ich nun die ungefähre untere Grenze der wirksamen Sauerstoffpressung bestimmen können.

Mit der von mir benutzten war dies jedoch nicht möglich. Dieselbe gestattete mir nur mit Berücksichtigung der Wasserdampftension bis zirka 10 mm Druck auszupumpen. Bei dieser Sauerstoffpressung liefs sich immer noch langsame Strömung bemerken.

Nach Wieler[2]) ist ein Minimalluftdruck von 7 mm zur Erhaltung der Bewegungen des Plasmas in Hyphen von Phycomyces notwendig, was einer Partiärpressung des Sauerstoffs von 1,4 mm entspricht.

Wurde nun unter einem Druck von 10 mm, wo also die Strömung bereits viel langsamer geworden war, dampfgesättigte Luft durch die Gaskammer gesaugt, so hörte die Strömung auf, bei Durchsaugen von gewöhnlicher Zimmerluft trat sie nach 2 Minuten wieder ein und wurde sehr lebhaft.

Wie bei dem Hindurchsaugen von dampfgesättigter verdünnter Luft, so ist auch in diesem Falle die Sauerstoffzufuhr ganz dieselbe; es ergibt sich daher, dafs nicht der Sauerstoffzufuhr, sondern der relativen Trockenheit der Luft die Beschleunigung der Protoplasmaströmung zuzuschreiben ist.

Inwieweit also der Sauerstoff am Zustandekommen der Strömung beteiligt ist, diese Frage mufs offen bleiben; eine entscheidende Rolle kann er nach den in gewöhnlicher Luft erhaltenen Versuchsergebnissen nicht spielen.

Es bleibt mir nunmehr noch übrig zu erörtern, wie die Trans-

1) und 2) Wieler, Tübinger Untersuchungen, I, 1883, pag. 223.

piration wirkt: Diese Transpirationsströmung scheint kein rein mechanischer Vorgang zu sein, wie die auf osmotischem Wege hervorgerufene, sondern sie ist wahrscheinlich das Produkt von mechanischer Wasserentziehung und physiologischen Prozessen.

Als mechanischer Vorgang, ohne Berücksichtigung physiologischer Prozesse, liefs sich solche Transpirationsströmung etwa auf folgende Weise erklären: Wie durch osmotische Einwirkung seitens des Substrates, so wird durch die Transpiration den Hyphen Wasser entzogen. Die Stelle des wasserentziehenden Mediums nimmt hier die relativ trockene Luft ein.

Sobald Hyphenenden oder Teile des Mycels ins umgebende Luftmedium gewachsen sind, beginnen sie zu transpirieren. Diese Wasserverdunstung nimmt zu mit der Trockenheit der Luft.

Hierdurch wird Strömung erzeugt, und wie bei osmotischer Wasserentziehung findet Verkleinerung der Vakuolen statt, wodurch Raum für nachströmendes Plasma entsteht.

Der Wasserverlust wird dadurch gedeckt, dafs durch die Hyphen, die sich im Substrat befinden, fortwährend Flüssigkeit wieder aufgenommen und durch die Vakuolen weiter befördert wird.

Demnach läge die Sache ähnlich wie bei den osmotischen Strömungseinwirkungen. Ebenso wie dort finden auch hier nach einiger Zeit Anhäufungen von Plasmamassen an den Enden der Hyphen statt. Da aber das Plasma bei der Transpiration dauernd strömt, so ist auch hier ein Rückstrom vorhanden, von dessen Existenz ich mich oftmals überzeugen konnte.

Demnach kann die Einwirkung der Transpiration keine ganz rein mechanische sein; es müssen neue Momente hinzukommen, die den Rückstrom erzeugen. Diese könnte man zunächst vielleicht wieder in osmotischen Wirkungen seitens des Substrates suchen.

Wird durch starke Transpiration dem Substrat Wasser entzogen, so nimmt die Konzentration desselben zu und das Plasma, welches vorher akropetal strömte, wird nunmehr basipetale Richtung einschlagen und wieder Wasser aus der umgebenden Flüssigkeitsschicht oder der Atmosphäre aufnehmen.

Auch durch stärkeres Wachstum eines Mycelteils, wodurch mehr Hyphen über das Substrat hinausragen als an anderen Stellen, kann solche Rückströmung bewirkt werden.

Hierdurch werden die Hyphen dieses Teiles in den Stand gesetzt, stärker zu transpirieren, mithin lebhafte Strömung nach diesem Teile des Mycels zu bewirken.

Diese Transpirationsströmung kann aber auch als physiologische Reaktion angesehen werden, wie aus folgendem Versuche hervorgeht:

Wenn nämlich die Transpiration des im Hängetropfen befindlichen Objektes dadurch erhalten wurde, dafs sich Glycerin auf dem Boden der Glaskammer befand, so hörte die Strömung auf, wenn das Glyceringemisch $^1/_4$ % Äther enthielt.

Das deutet daher wohl auf irgend eine durch die Transpiration veranlafste physiologische Reaktion; denn die durch osmotische Wirkung erzielte Strömung wird durch Ätherisieren nicht sistiert (vgl. pag. 21).

Nach dem Mitgeteilten fehlt also die Strömung bei submersen Objekten in homogenem Fluidum. Dagegen wird sie erhalten durch Konzentrationsdifferenzen in der umgebenden Flüssigkeit, sowie durch Transpiration in den in Luft befindlichen Hyphenteilen.

Somit wird unter normalen Verhältnissen Strömung beim Einwachsen von Hyphen in Luft hervorgerufen.

Natürlich ist damit nur gesagt, dafs aufserdem keine auffällige Strömung besteht. Auch lasse ich offen, ob nicht doch unter gewissen Umständen bei einigen Pilzen Strömung auch ohne die besagten Einflüsse stattfindet.

Zusammenfassung der Resultate.

Zum Schlusse sei mir eine Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse gestattet:

1. Die Protoplasmaströmung von Mucor stol. und Phycomyces nitens beruht auf osmotischen und Transpirationswirkungen.

2. Bei Homogenität des Nährsubstrates, also submers, sowie in dampfgesättigtem Raume fehlt die Strömung. Sie tritt erst bei Konzentrationsdifferenzen oder Transpirationstätigkeit ein. Trockene Luft ruft lebhafte Strömung hervor und beschleunigt schon vorhandene infolge stärkerer Transpiration. Wird jedoch durch die Gaskammer, in der sich das Präparat befindet, trockene Luft in raschem Tempo hindurchgesaugt, so endet die hierdurch erzeugte oder stark beschleunigte Strömung mit dem Zusammenschrumpfen einiger und Platzen einer Anzahl Hyphen des Mycels (siehe Fig. 8 u. 9).

3. Die von Ternetz mit Ascophanus carneus angestellten Versuche, die in Hervorrufung von Konzentrationsdifferenzen mittels osmotisch wirksamer Stoffe, z. B. Rohrzuckerlösung, Kalisalpeterlösung etc., bestanden, ergaben für meine Versuchsobjekte dieselben Resultate, nämlich immer Zuströmen des Plasmas nach der Stelle, wo sie zugesetzt wurden.

Ferner zeigen meine Versuche, dafs die Strömung beliebig oft zur Umkehr gezwungen und zirka 1/4 Stunde lang nach der Zuckerlösung ihre Richtung zu nehmen veranlafst werden kann, wenn dafür gesorgt wird, dafs ständig ein gewisses Konzentrationsgefälle herrscht.

4. Die Protoplasmaströmung von Mucor stol. und Phycomyces nitens ist in der Hauptsache ein Hin- und Herfluten des ganzen Protoplasmas. Sie ist weder als Rotations- noch als Zirkulationsströmung zu bezeichnen, sondern erinnert eher an Myxomyceten-Plasmodien, bei denen es sich um eine Massentranslokation des Plasmas handelt. Bei der Strömung dieser Schimmelpilze ist bisweilen auch ein Rücktransport der akropetal vorwärts geschobenen Plasmamassen zu erkennen. Man sieht dann den Zellsaft mit einem Teil des Protoplasmas als Centralcylinder akropetal strömen, während die äufseren Plasmapartieen, gewissermafsen der Cylindermantel, basipetale Richtung innehaben. Dieser basipetale Strom, aus vakuolenfreiem Körnerplasma bestehend, dient dem Rücktransport der im Centrum vorwärtsgeschobenen Plasmamassen (Unterschied der von Ternetz bei Ascophanus carneus beobachteten Strömung).

5. Während das Licht im allgemeinen wenig Einflufs auf die Bewegungen des Plasmas ausübt, kann es bei diesen Schimmelpilzen nach vorhergehender Verdunkelung Strömung veranlassen resp. beschleunigen; analog wie bei anderen Pflanzen nach Ätherisieren (Josing).

6. Erhöhung der Temperatur hat in bezug auf die Strömung dieselben Erscheinungen zur Folge wie bei anderen Pflanzen, desgleichen Temperaturschwankungen.

7. Verletzungen benachteiligen die Plasmaströmung von Schimmelpilzen. Sie bewirken nur ein plötzliches Ausfliefsen von Plasmamassen an der Verletzungsstelle, wonach sie für längere Zeit oder für immer zum Stillstand kommt.

8. Da die Strömung auch noch bei geringer Sauerstoffpressung stattfindet, wird dieselbe bei Zutritt von Luft nicht wesentlich durch das Sauerstoffbedürfnis modifiziert.

Die dieser Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen wurden im Laufe des Sommers 1903 und des Winters 1903/04 im botanischen Institute der Universität zu Leipzig ausgeführt.

Auch an dieser Stelle erlaube ich mir, Herrn Geheimrat Professor Dr. Pfeffer für die gütige Überweisung dieser interessanten Arbeit und die wohlwollende Unterstützung meiner Studien meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Ebenso bin ich den Herren Dr. Nathansohn und Dr. Miehe zu grofsem Danke verpflichtet.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien.

Von Gertr. P. Wolff.

Mit 22 Textfiguren.

I. Historische Bemerkungen.

Die vorliegende Arbeit hat nur den Zweck, zur Zahl der seit Stahls Entdeckung der Collemaceenkarpogone auf ihre Apothecienentwicklung hin untersuchten Flechten einige weitere hinzuzufügen. Seit der letzten Arbeit von Baur (3), in der er Parmelia acetabulum Anaptychia ciliaris, Lecanora subfusca, Endocarpon miniatum, Gyrophora cylindrica, Solorina saccata und Cladonia pyxidata beschreibt, ist über diesen Gegenstand meines Wissens nur noch eine Arbeit von Mezger, „Untersuchungen über die Entwicklung der Flechtenfrucht" (12), erschienen. Mezger untersuchte Solorina saccata, Acarospora glaucocarpa, Verrucaria calciseda, Imbricaria physodes und Peltigera canina. Bei allen diesen Formen wurde festgestellt, dafs die Fruchtbildung auf einem rein vegetativen Prozefs beruhe. Seine Resultate stimmen mit denen von Fünfstück für Peltigera, mit denen von Baur für Solorina überein.

Nach Mezgers Abbildungen zeigen die jüngsten Stadien der apogamen Apothecienbildung alle ein ziemlich ähnliches Bild: überall eine oder mehrere grofse, blasenförmige Zellen in oder unter der Gonidienschicht, die aus vegetativen Hyphen hervorgehen und sich durch Sprossung und Teilung vermehren. Niemals war auch nur eine Andeutung von Schraubenbildungen oder Trichogynen zu erkennen. Allerdings scheint sich Mezger auf Handschnitte beschränkt und nicht sehr zweckmäfsige Färbungen — Jodjodkalium, Para-Amidosphenol, Para-Anisidin etc. — angewendet zu haben. Besonders die beiden genannten Amidokörper bezeichnet Mezger als für die Fruchtprimordien geeignete Reagentien, „denn beide färbten die Umgebung der Fruchtprimordien schön rosa mit einem Stich ins Violette, während die Askogone selbst vollständig farblos blieben". Es scheint mir aber doch einfacher und zuverlässiger, wenn man überhaupt färbt, solche Stoffe zu wählen, die von den zu untersuchenden Organen selbst gespeichert werden. Aufserdem ist es wohl auch geradezu notwendig, möglichst dünne und gerade Schnitte anzufertigen, abgesehen von so durchsichtigen Formen wie z. B. Collema. Bei der Kleinheit und der feinen Struktur der meisten der hierhergehörigen Objekte dürfte

man ohne diese Hilfsmittel doch leichter Fehlern ausgesetzt sein und weniger sichere Resultate erhalten. Die zartwandigen Trichogyne von Cladonia z. B. könnte man wohl kaum durch das dunkle Rindengewebe hindurch verfolgen, wenn man nicht den Zellinhalt färbte. So haben zu schwache Färbungen mir bei den Karpogonen von Cladonia degenerans lange Zeit hindurch das gänzliche Fehlen von Trichogynen vorgetäuscht.

II. Technisches.

Die Präparation der Flechten bietet gewisse technische Schwierigkeiten, sowohl bei der Einbettung als beim Schneiden und Färben. Es ist fast für jeden einzelnen Fall eine Modifikation der Methode notwendig.

Ich untersuchte folgende Flechten:

Xanthoria parietina, Cladonia gracilis, Cl. degenerans, Cl. furcata, Stereocaulon paschale, Ramalina fraxinea, Lichina confinis und Graphis elegans.

Von allen diesen Flechten liefs sich nur Xanthoria in Paraffin schneiden[1]), aber auch nur dann, wenn ich zwischen absolutem Alkohol und Paraffin Zedernholzöl anwandte. Das Durchtränken mit Xylol machte die Objekte offenbar viel zu spröde und ebenso versagte eine für medizinisch-anatomische Zwecke empfohlene und vielfach angewandte Methode: nach dem Entwässern 24 Stunden lang Buchenkreosot, dann ebenso lange Benzin, darauf Überführung in eine kalt gesättigte Lösung von Benzin und Paraffin und schliefslich in die verschiedenen Paraffinbäder. Es scheint, dafs die Objekte hierbei durch das Benzin brüchig werden. Mit Hilfe von Zedernholzöl erhielt ich dagegen sehr gute Resultate.

Alle übrigen Flechten konnte ich nur in Celloidin schneiden nach der von Baur (2) empfohlenen Methode.

Am schwierigsten war die Präparation von Ramalina. In der Annahme, dafs nur die grofsen Luftmengen das Eindringen des Einbettungsmediums hinderten, versuchte ich, auf eine briefliche Mitteilung von Dr. Tischler (Heidelberg) an Dr. Baur, diese Luft durch vorhergehendes Evakuieren (in absolutem Alkohol) zu entfernen. Dr. Tischler gibt an, mit dieser Methode sehr gute Resultate erzielt, einige Flechten sogar daraufhin in Paraffin geschnitten zu haben.

---

1) Es ist mir inzwischen gelungen, mit Hilfe einer anderen Methode auch Graphis in Paraffin zu schneiden. Näheres darüber hoffe ich in einer folgenden Arbeit angeben zu können.

Bei Ramalina bewährte sie sich leider nicht. Trotz sorgfältigen Entwässerns vor und nach Gebrauch der Luftpumpe drang absolut kein Celloidin in die Gewebe ein; die Schnitte fielen einfach heraus, und es wäre unendlich mühsam und zeitraubend gewesen, sie in dieser Form zu färben und durch die verschiedenen Bäder bis zum Einbettungsmedium zu transportieren. Denselben Nachteil würde Seife (von Wahlberg empfohlen) haben, da sie sich ja in Wasser und in Alkohol löst.

Einigermafsen brauchbare Resultate lieferte schliefslich die Einbettung in Agar. Die Objekte wurden zu diesem Zweck in passende Stücke geschnitten und gut gewässert. Eine Lösung von ca. 5proz. Agar in Wasser war im Autoklaven einem Druck von etwa zwei Atmosphären ausgesetzt worden. Nach kurzer Abkühlung wurden die Objekte hineingelegt und 24 Stunden lang auf einer Temperatur von 50—60° erhalten, um zu schnelles Erstarren und infolgedessen erschwertes Eindringen des Agars zu verhüten. Dann liefs ich den Agar vollends fest werden — d. h. natürlich nur bis zu dem Grade einer ziemlich starren Gallerte —, schnitt möglichst kleine Blöcke heraus und entwässerte diese sorgfältig, um sie dann in gewohnter Weise in Celloidin einzuschliefsen. Das Celloidin hat hier nur den Zweck, das Aufkleben der Blöcke auf Holzklötzchen zu ermöglichen. Freilich fiel auch auf diese Weise mancher Schnitt heraus, aber bei weitem der gröfste Teil blieb doch im Agar haften und konnte mit diesem (da er auch beim Färben nicht im geringsten störte) weiter behandelt werden.

Eine weitere Schwierigkeit bot die starke Pigmentierung der peripherischen Hyphenenden bei den Cladoniaceen, besonders bei Cladonia furcata. Es gelang mir nicht, diese zuweilen braunschwarze Färbung genügend zu entfernen. Geringer Zusatz der von Krabbe zu diesem Zweck angewandten Kalilauge nützte kaum oder gar nicht, und bei stärkeren Konzentrationen oder längeren Einwirkungen fürchtete ich, durch die Quellung inkorrekte oder doch unsichere Bilder zu erhalten.

Gefärbt wurde meist nach der Haidenhain'schen Methode. Bei manchen Objekten, z. B. Ramalina, mufste man vor dem Färben sehr lange, bis zu 24 Stunden, im Eisenalaun (ca. 2 %) beizen, während die Schnitte dann im Haematoxylin nur wenige Minuten zu liegen brauchten. Dagegen mufs man zwischen Beize und Farbe sehr sorgfältig mehrmals auswaschen. Ebenso mufs man grofse Vorsicht anwenden beim Überführen der Schnitte aus dem 96proz. Alkohol ins

Carbol-Xylol, das Celloidin schrumpft sonst kraus zusammen und ist nachträglich nicht mehr zu glätten. Es wird nämlich im starken Alkohol sehr weich, weshalb es sich auch empfiehlt, den absoluten Alkohol ganz zu vermeiden und statt dessen ein Gemisch von 3 Teilen Xylol mit 1 Teil Carbol (die Carbolkristalle werden einfach im Xylol gelöst) zu benutzen. Das Carbol wirkt sehr stark wasserentziehend, so dafs es den absoluten Alkohol vollkommen ersetzt. (Der sicheren Entwässerung wegen wende ich das Carbol-Xylol jetzt auch bei Paraffinschnitten an.) Man kann die Schnitte dann sehr schnell durch ein zweites Carbol-Xylolbad in reines Xylol bringen. Die Schnitte werden dann in Xylol durchmustert und nur die brauchbaren in Canadabalsam eingeschlossen.

Gelegentlich wurde auch mit Haemalaun, Carmalaun, Haematoxylin-Eosin gefärbt. Wieder war es Xanthoria, die hier die wenigsten Schwierigkeiten bot und sich mit allen diesen Mitteln gleich gut färben liefs. Die Dicke der Celloidinschnitte variierte zwischen 5—30 μ; Durchschnittsdicke ca. 15 μ.

Graphis elegans.

Die Angaben der Floren über das Vorkommen dieser Spezies sind ziemlich mangelhaft. Bei Koerber (Parerga lichenologica, 1865) ist als Fundort innerhalb Deutschlands nur angegeben: „Bei Ahlbachten und im Wolbecker Walde bei Münster, auf Birken". Sydow (Die Flechten Deutschlands, 1887) gibt an: „namentlich auf Birken, Westfalen". Sie scheint aber auch in anderen Gegenden ziemlich häufig vorzukommen und auch auf anderen Hölzern, z. B. Erlen, Ilex.

Das zu den vorliegenden Untersuchungen benutzte Material war von Herrn Sanstede in Oldenburg von Erlen gesammelt und zwar Mitte Dezember.

Über den anatomischen Bau der Flechte ist hier nur folgendes zu sagen:

Der Thallus ist „hypophloeodisch"; da die äufsersten Peridermschichten immer wieder abschilfern, ist die Flechte gezwungen, in immer tiefere Korklagen hinab zu wuchern. Die Pilzhyphen sind oft auf längere Strecken hin kaum zu erkennen; sie werden ganz verdeckt von den ungemein dichten Gonidienhaufen. Über das Periderm hinaus erhebt sich nur das Apothecium, das durch das langgestreckte, vielfach gefurchte (lirellenförmige) Gehäuse die Spezies kennzeichnet. Der Hypothallus hebt sich in starken schwarzen Linien vom Holzkörper ab.

In bezug auf das Verhältnis zwischen Thalluswachstum und Entwicklung der Fruktifikationsorgane scheint sich Graphis ganz ähnlich wie Lecanora zu verhalten. Der Thallus breitet sich offenbar zunächst über eine gröfsere Fläche des Substrats hin aus, bleibt aber ganz steril. Erst nachdem er zu einer gewissen Gröfse herangewachsen ist, erfolgt ziemlich gleichzeitig eine reichliche Entwicklung von Carpogonen. Später können dann noch vereinzelte Nachschübe erfolgen.

Damit stimmt gut überein, dafs man ähnliche Entwicklungsstadien junger Apothecienanlagen meist in ziemlich grofser Anzahl in den jungen Thallusstücken findet. Zwischen den alten Früchten dagegen sieht man nur hier und da eine junge Anlage.

Spermogonien sind sehr reichlich vorhanden, auf Querschnitten durch den Thallus findet man oft mehrere in kurzen Abständen nebeneinander liegend.

Über die Apothecienentwicklung ist bisher für die ganze Gruppe der Graphideen nichts bekannt. Es wird aber nur auf Grund eingehender Studien in dieser Richtung möglich sein, die Stellung der Graphidaceen in der Systematik festzulegen. Die äufsern Merkmale genügen dazu um so weniger, als gerade die charakteristischsten, die gefurchte, langgestreckte Oberfläche der Apothecien und die Chroolepus-Gonidien, nicht durchgängig sind. Reinke (4) sagt deshalb: „Aus diesen Gründen fehlt es an diagnostischen Kriterien, um die Tribus gegen die Lecideaceen in voller Schärfe abzugrenzen, und so viele Untersuchungen auch schon über die Graphidaceen veröffentlicht sind, habe ich doch den Eindruck, dafs ihre Systematik einer gründlichen Reform bedürftig ist“. Eine solche Reform wird aber, wie auch Baur in bezug auf die allgemeine Systematik der Flechten betont, wohl nur auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen möglich sein.



Fig. 1. *Graphis elegans.* Vergröfserung 500. Schnitt durch junge Carpogonanlage.

Ganz gegen Erwarten bot Graphis auch relativ wenig technische Schwierigkeiten. Schneidet man etwa 2—3 mm dicke Stücke der betreffenden Baumrinde mit Graphisthalli darauf herunter, so kann man Substrat und Thallus leicht in Celloidin schneiden. Von so zubereiteten Blöcken können dann selbst relativ dünne Schnitte (ca. 8 μ dick) ohne grofse Vorsicht vom Alkohol ins Carbol-Xylol überführt werden, ohne dafs sie zusammenschrumpfen. Dünner zugeschnittene flechtenbewachsene Rindenscheiben schneiden sich zwar noch besser,

aber die Schnitte rollen und falten sich ein. Doch kann man diese Gefahr dadurch vermeiden, oder wenigstens verringern, dafs man statt des Xylols Nelkenöl benutzt, worin sich freilich das Celloidin löst.

Es ist relativ leicht, bei Graphis elegans die jüngsten Stadien von Apothecienanlagen zu finden. Man sieht ziemlich häufig in tieferen Peridermlagen längliche polsterförmige Hyphenknäuel (Fig. 1). Die bald fester, bald lockerer ineinander verschlungenen Pilzhyphen unterscheiden sich durch ihren gröfseren Durchmesser, die stärkere Tinktionsfähigkeit und das scharf umgrenzte Lager deutlich von den übrigen Thallushyphen. Diese sind zart und englumig und überhaupt, wie bereits gesagt, nur hin und wieder in den dichten Gonidienhaufen zu erkennen, wenn man nicht gerade Jodjodkali oder ähnliche Reagentien anwendet. Von irgend welcher Gehäusebildung ist nichts zu



Fig. 2. *Graphis elegans.* Vergröfserung 1000. Fertig entwickelte Carpogongruppe.

sehen; die über dem Polster liegenden Peridermschichten sind noch völlig intakt. Ich möchte diese Stadien als sehr junge Carpogonanlagen betrachten, in denen freilich von Carpogonschrauben und von Trichogynen noch nichts zu erkennen ist.

Ein ganzes typisches Carpogon dagegen stellt Fig. 2 dar. (In Fig. 2 a ist dasselbe Carpogon im Mafsstab der anderen Figuren gezeichnet.)

Auch solche Bilder sind durchaus nicht selten, und da sie schon bei schwacher Vergröfserung sofort zu erkennen sind, ziemlich leicht zu finden. Nur sind meist so viele Carpogone zu eng verknäuelten Gruppen verwachsen, dafs man schwer zu einer klaren Vorstellung gelangt.

Die ursprünglich über dem Carpogon gelegenen Peridermlagen sind inzwischen teils ganz abgeblättert, teils gesprengt, so dafs die Trichogynspitzen sich leicht über das Niveau der Thallusoberfläche hinausschieben können. Zuweilen haften den Trichogynen winzige Körperchen an, die möglicherweise Spermatien sind. Wegen der Kleinheit der Objekte konnte ich dies aber nicht sicher feststellen; es kann sich ebensogut um Staubteilchen handeln, die an der wahrscheinlich schleimigen Oberfläche haften geblieben sind. Die peripheren Korkreihen sind ungemein stark verquollen, so dafs sie stellenweis ganz strukturlos erscheinen; die einzelnen Lager sind kaum oder gar nicht von einander zu unterscheiden.

Die Trichogyne selbst hat ziemlich breite und vor allem sehr lange Zellen. An der hier abgebildeten war, soweit man sie überhaupt in das Hyphengeflecht hineinverfolgen konnte, keine einzige Querwand zu sehen. Die Zellen sind zartwandig und sehr plasma-

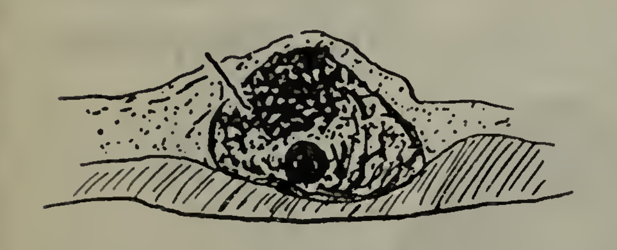


Fig. 2a. *Graphis elegans.* Das in Figur 2 abgebildete Carpogon im Mafsstab von Figur 1. Vergröfserung 500.

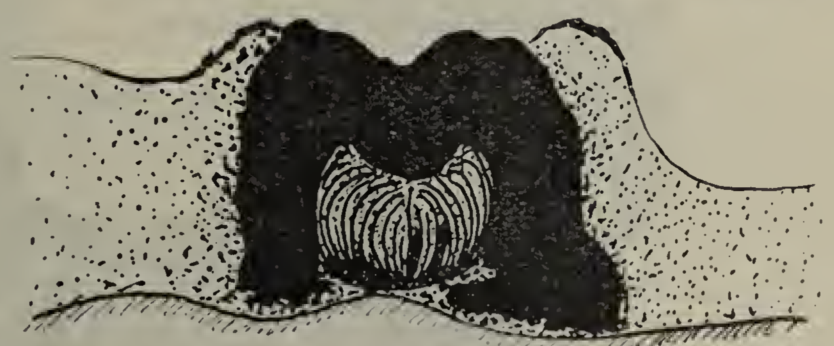


Fig. 3. *Graphis elegans.* Vergröfserung 500. Junges Apothecium.

reich. Ziemlich dicht unter der Spitze liegt ein verhältnismäfsig sehr grofser Kern.

Leider ist es mir niemals gelungen, eine Trichogyne bis zu ihrem Carpogon zu verfolgen. Die Hyphe ist wahrscheinlich immer ziemlich stark hin und her gebogen, so dafs man unmöglich in einem Schnitt den ganzen Verlauf erkennen kann. Dagegen heben sich die Carpogone ganz scharf aus dem Gewebe der Hüllhyphen heraus. Sie sind meist mehr oder weniger deutlich schraubig gewunden und haben kurze, dicke Zellen, etwa dreimal so dick wie die der anderen Hyphen. Während letztere im gefärbten Präparat nur blafs blaugrau erscheinen, werden die Carpogonzellen blauschwarz. Der in der Abbildung durch starke Punktierung dunkel erscheinende obere Teil der Anlage zeigt sich am Objekt als intensiv braunes, fast strukturloses, nur von einzelnen Hyphen durchzogenes Gewebe — offenbar der Beginn der Gehäusebildung.

Fig. 3 zeigt bereits das scharf umgrenzte, auch am lebenden Objekt kohlig erscheinende Gehäuse. Ich sah dieses übrigens nie auch unterhalb der Frucht entwickelt, diese also von drei Seiten einschliefsend, wie Reinke (13) es abbildet. In jungen Stadien deckt es dagegen noch die Oberfläche (Fig. 3), und erst durch das kräftige Wachstum der Paraphysen und der Asci wird die Decke gesprengt (Fig. 4). Während sich dann das Apothecium durch intercalares Wachstum auch in die Breite dehnt, rücken natürlich auch die beiden Teile des Gehäuses weiter auseinander und wölben sich nun beiderseits etwas über den Apothecienrand herüber. Fig. 5 zeigt ein solches fertiges Apothecium. Die Paraphysen

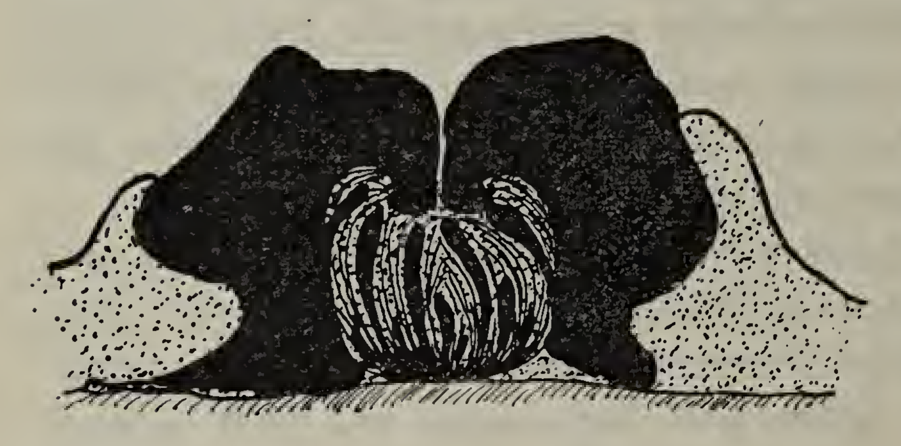


Fig. 4. *Graphis elegans.* Vergröfserung 500. Fertig entwickelte Apothecium.

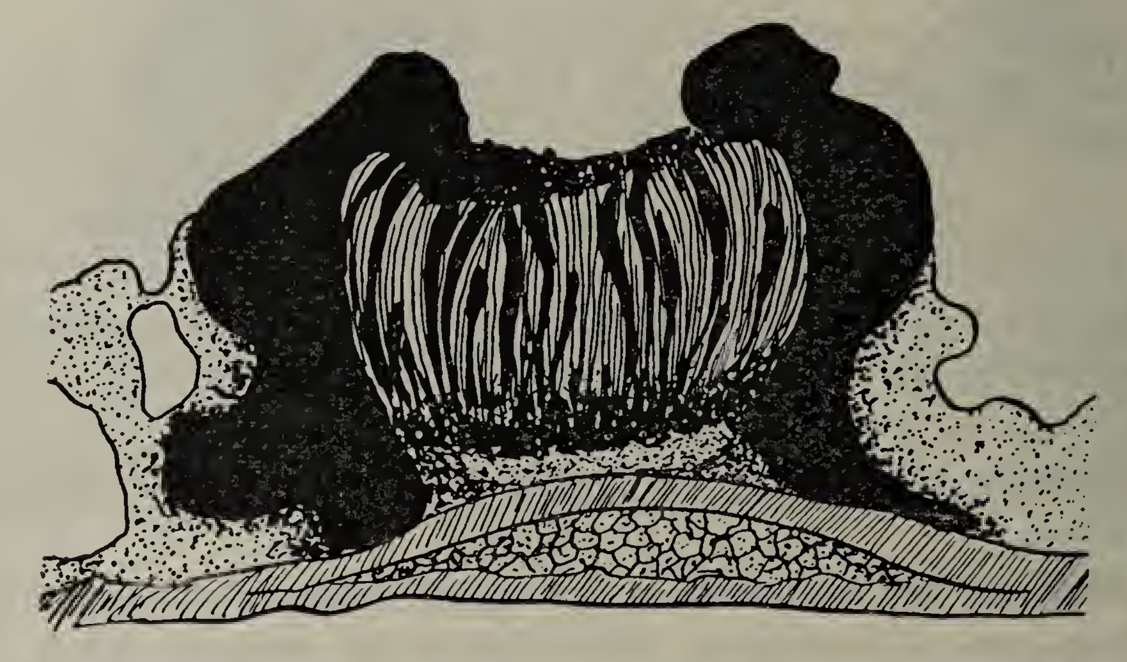


Fig. 5. *Graphis elegans.* Vergröfserung 500. Primäres Apothecium im Beginn der Rückbildung.

sind sehr regelmäfsig angeordnet, oft der Form des Gehäuses nachgehend, oben gebogen, so dafs sie sich förmlich zusammen neigen. In den Asci sieht man nebeneinander die verschiedensten Sporenentwicklungsstadien, am häufigsten das 8-Kernstadium — mit auffallend grofsen, deutlichen Kernen —, anderseits den fertig entwickelten Schlauch mit seinen 6—8 langen, keulenförmigen Sporen, von denen jede wieder aus meist 12 kurzwalzenförmigen Teilen mit sehr kleinen Kernen besteht. Auf die Entwicklung dieser Sporen hoffe ich in einer späteren Arbeit eingehen zu können.

Mit diesem eben beschriebenen und auf Figur 5 abgebildeten Stadium ist nun aber die Entwicklung des Graphis elegans-Apotheciums keineswegs abgeschlossen.

Wie schon oben bemerkt, ist der fertigen Frucht dieser Spezies einmal die langgestreckte Gestalt — von Reinke treffend als „wurmförmig" bezeichnet — und ferner eine sonderbare, mehr oder weniger tiefe Längsfurchung eigentümlich. Diese Riefen unterscheiden die Spezies deutlich schon makroskopisch von Graphis scripta.

Diese eigenartige Form, über deren Entstehung ich nirgends nähere Angaben fand, hängt nun mit dem weiteren Schicksal des Apotheciums zusammen.

Schon Figur 5 zeigt, wie sich auf der Oberfläche der Frucht eine dunkle Substanz ausbreitet. Am lebenden Objekt erscheint sie dunkelbraun, körnig. Wahrscheinlich entsteht diese Färbung durch

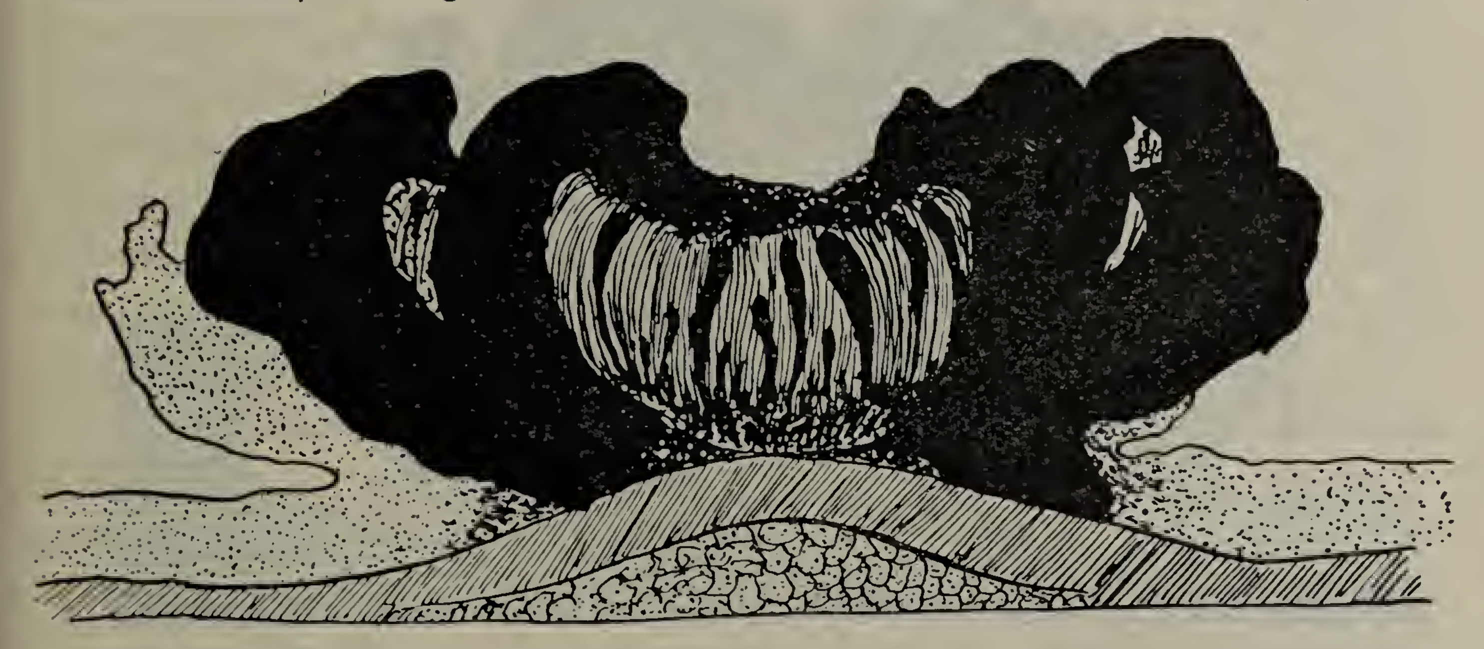


Fig. 6. *Graphis elegans.* Vergröfserung 500. Sekundäres Apothecium im Beginn der Rückbildung.

Einlagerung von Pigmentkörnchen und durch das Absterben von Asci und Paraphysen, von denen man später noch vereinzelte Reste hier und da in der schwarzen Masse sieht. Dieser Schwärzungs- bzw. Einlagerungsprozefs geht so lange vor sich, bis das Apothecium bis auf einen kleinen Spalt am Grunde völlig schwarz erscheint. Nur in diesem Spalt bleiben lebende Zellen erhalten. Von hier aus bilden sich neue Paraphysen und neue Asci; kurz, es regeniert sich ein neues Apothecium. Ein Carpogon ist in diesen Stadien niemals zu sehen. Es handelt sich also nicht um eine vollständige neue Fruchtbildung im Sinne der Entwicklung des primären Apotheciums, sondern um eine Regeneration, die nur durch Sprossung und Teilung vor sich geht.

Das Bild ist schliefslich dem in Figur 3 abgebildeten Stadium sehr ähnlich, nur mit dem Unterschied, dafs im Gehäuse noch die Reste der alten Paraphysen zu sehen sind.

Durch das Wachstum des neuen Apotheciums wird das primäre Gehäuse immer weiter nach beiden Seiten gedrängt, ebenso das sekundäre Gehäuse, nachdem es an der Oberfläche gesprengt worden ist. Figur 6 stellt ein solches Stadium dar. Die beiden Gehäusegenerationen sind, wie immer, ganz scharf voneinander zu unterscheiden; zwischen ihnen sieht man noch vom primiären Apothecium stammende Paraphysenreste.

Gleichzeitig zeigt Figur 6 aber auch die beginnende Rückbildung und Schwärzung des zweiten Apotheciums. Der Prozefs kann sich



Fig. 7. *Graphis elegans.* Vergröfserung 66. Ganz junges quartäres Apothecium.

nun in der geschilderten Weise mehrfach wiederholen; sehr häufig sieht man fünf und sechs Generationen auf diese Art ineinander geschachtelt. Figur 7 stellt ein Stadium dar, in dem sich eben ein fünftes Apothecium entwickelt. Es wäre von Interesse, festzustellen, über wie lange Zeit sich durchschnittlich dieses Wachstum erstreckt; vermutlich sind Jahre dazu notwendig. Ich selbst konnte darüber nichts ermitteln. Nach den Seiten, auf welchen das schubweise Absterben erfolgt, findet keine weitere Ausbreitung statt und das Apothecium vermag sich nur in einer Richtung zu strecken. Die Furchen werden von den gekrümmten Gehäuseschuppen gebildet.

Freilich ist durch diese Untersuchungen noch nicht erklärt, warum dieses Absterben vor sich geht, und weshalb gerade an zwei

Seiten des Apotheciums. Ich erinnere hier noch an eine ähnliche Erscheinung, die Baur (3) beschreibt: das stückweise Absterben der Gyrophorafrucht. Allerdings besteht die Ähnlichkeit nur in dem Absterbeprozefs; von irgend einer Regeneration ist bei Gyrophora nicht die Rede. Eine solche wäre ja auch überflüssig, da nicht, wie bei Graphis elegans, die ganze Frucht abstirbt, sondern nur kleine Teile derselben.

Eine weitere Eigentümlichkeit von Graphis elegans zeigt das Gewebe unterhalb der Apothecien. Wie ich auf Fig. 5 und 6 angedeutet und auf Fig. 7 genauer ausgeführt habe, sind stets — abgesehen von sehr jungen Anlagen — unterhalb der Früchte zwei bis vier Peridermschichten stark hochgewölbt. Sie bilden so mit den darunter liegenden planen Korklamellen einen Hohlkanal, der von einem lockeren Gewebe erfüllt ist. Bei stärkerer Vergröfserung sieht man darin Hyphen, zwischen denen sich offenbar eine homogene, gallertige Masse befindet. Die Hyphen scheinen sekundär in diese Substanz hineinzuwachsen; wenigstens sieht man unter jungen Apothecien, wenn die Peridermanlagen erst eben anfangen sich zu heben, nur die erwähnte homogene Substanz, aber keine Hyphen. Von letzteren fallen einige besonders auf durch ihre Breite und durch ihren Inhalt, der aus stark lichtbrechenden Kügelchen besteht.

Über die chemische Beschaffenheit dieser Gallerte habe ich keine näheren Untersuchungen angestellt. Ich konstatierte nur, dafs in Jodlösungen eine sehr starke Blaufärbung erfolgt.

Möglicherweise stellt dieser Hohlraum ein Reservestofflager dar, das ja bei der langen Wachstumsdauer bzw. den mehrfachen Regenerationen dieser Früchte sehr nützlich wäre.

Graphis elegans ist die einzige Graphidee, die ich bisher genau untersucht habe. Doch machte ich an Graphis scripta wenigstens einige Handschnitte durch ältere Früchte. Ich fand hier stets nur einfache, also primäre Apothecien. Dieser Befund stimmt ja auch mit der Tatsache überein, dafs bei der Spezies scripta die Fruchtoberfläche glatt ist und nichts von den Furchungen der Graphis elegans aufweist.

Stereocaulon Paschale.

Die Gattung Stereocaulon wird von den meisten Flechtensystematikern in die unmittelbare Nähe von Cladonia gestellt. Es sind zwei Gründe, die dies zu rechtfertigen scheinen. Das eine Moment ist die Gliederung des Thallus in einen Primärthallus und in Podetien, ganz ähnlich wie bei Cladonia. Der Primärthallus ist hier meist

krustenförmig oder kleinschuppig, die Podetien dagegen sind sehr formenreich entwickelt. Speziell bei der vorliegenden Art können sie bis zu 5 cm hoch werden und sind reich verästelt. Eine zweite Ähnlichkeit zwischen Stereocaulon und den Cladonien zeigt der anatomische Bau des Thallus. Das Mark unterscheidet sich zwar auf Längsschnitten sehr deutlich vom peripheren Gewebe durch den ausgeprägten Längsverlauf der ziemlich dicht verfilzten Fasern. Der periphere Teil kann jedoch, wie schon Schwendener angibt, nicht als eigentliche Rinde angesprochen werden, da das Gewebe, obgleich ziemlich dichtfilzig, doch durchgehends lufthaltig ist und sowohl in der Nähe der Oberfläche als tiefer im Innern Gonidien enthält. Schwendener bezeichnet dieses Gewebe als „analog dem peripherischen Fasergeflecht mancher Cladonien, z. B. Cl. raugiferina." Was das erstgenannte Moment betrifft, so ist es aber noch keineswegs zu entscheiden, ob es sich hier nur um zufällige Ähnlichkeiten handelt oder ob wirklich die in beiden Gattungen als Podetien bezeichneten Gebilde homologe Organe sind. Hierüber kann vielleicht eine genaue Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der Stereocaulonpodetien Aufschlufs geben. Bekannt ist über diese Entwicklungsgeschichte noch gar nichts.



Fig. 8. *Stereocaulon.* Vergröfserung 1250. Junge Carpogonanlage.

In bezug auf die Apothecienentwicklung besteht zwischen Cladonia und Stereocaulon, wie ich gleich ausführen werde, ein ziemlich grofser Unterschied, obwohl die fertigen Apothecien der beiden Gattungen eine sehr weitgehende Ähnlichkeit haben.

Wie Bauer (3) für Cladonia pyxidata gezeigt hat und wie ich an anderer Stelle dieser Arbeit an verschiedenen anderen Cladonia-Arten darstellen werde, geht bei Cladonia das askogene Gewebe aus typischen Carpogonen mit Trichogynen hervor. Stereocaulon dagegen weist abweichende Verhältnisse auf.

Die jüngsten Stadien, die ich auffinden konnte, befanden sich an oberen Zweigenden unter einer kleinen Erhöhung des Randes, ziemlich dicht unter der Rinde. Sie bestanden in einem engen Geflecht dicker Hyphen, die sich in einer scharf umgrenzten, etwa eiförmigen Gruppe deutlich von dem übrigen Thallus abhoben. Ein solches Stadium ist auf Fig. 8 abgebildet. Trichogyne habe ich trotz

gründlichen Suchens niemals finden können. Dafs diese ganz jungen Anlagen nur äufserst selten zu finden sind, läfst darauf schliefsen, dafs die ersten Entwicklungsstadien in sehr kurzer Zeit durchlaufen werden, wie dies bei der Mehrzahl der Flechten der Fall zu sein scheint. Gonidien waren in der unmittelbaren Umgebung der Anlagen nur vereinzelt vorhanden. Charakteristisch ist eben die Eiform der ganzen Gruppe, die wie Figur 9 und 10 zeigen, auch auf älteren Stadien erhalten bleibt.

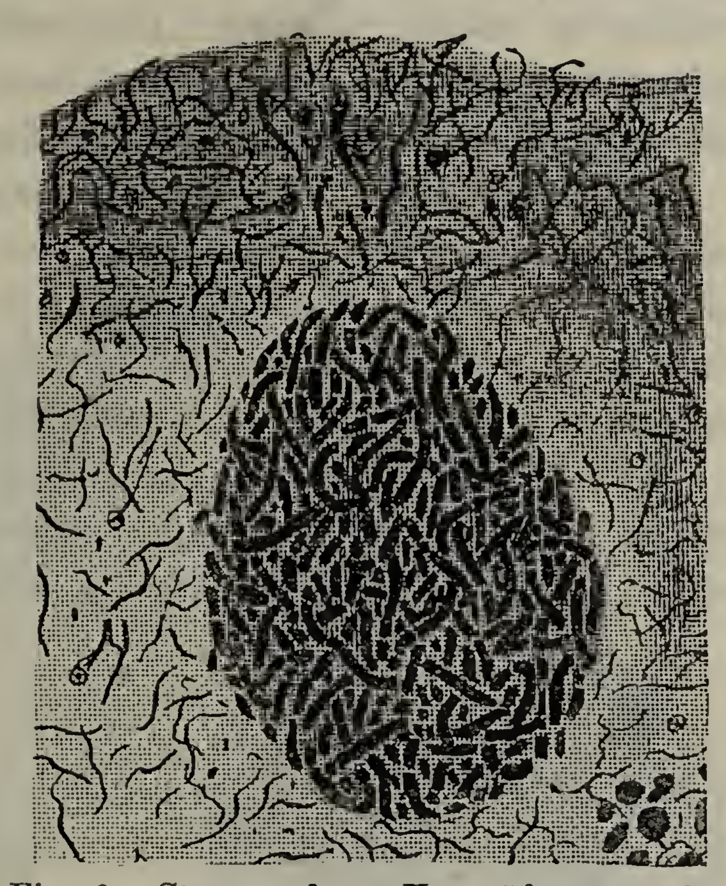


Fig. 9. *Stereocaulon.* Vergröfserung 1250. Ältere Carpogonanlage.

Figur 9 zeigt noch keine wesentliche Veränderung der Anlage. Im ganzen ist sie viel gröfser, die Hyphen sind enger verschlungen, was aber beides nicht unbedingt darauf schliefsen läfst, dafs dies Stadium älter wäre, als das auf Fig. 8 abgebildete. Bemerkenswert ist dagegen vor allem die beginnende Dunkelfärbung des umgebenden Thallusgebietes, die den Anfang der Gehäusebildung bezeichnet.

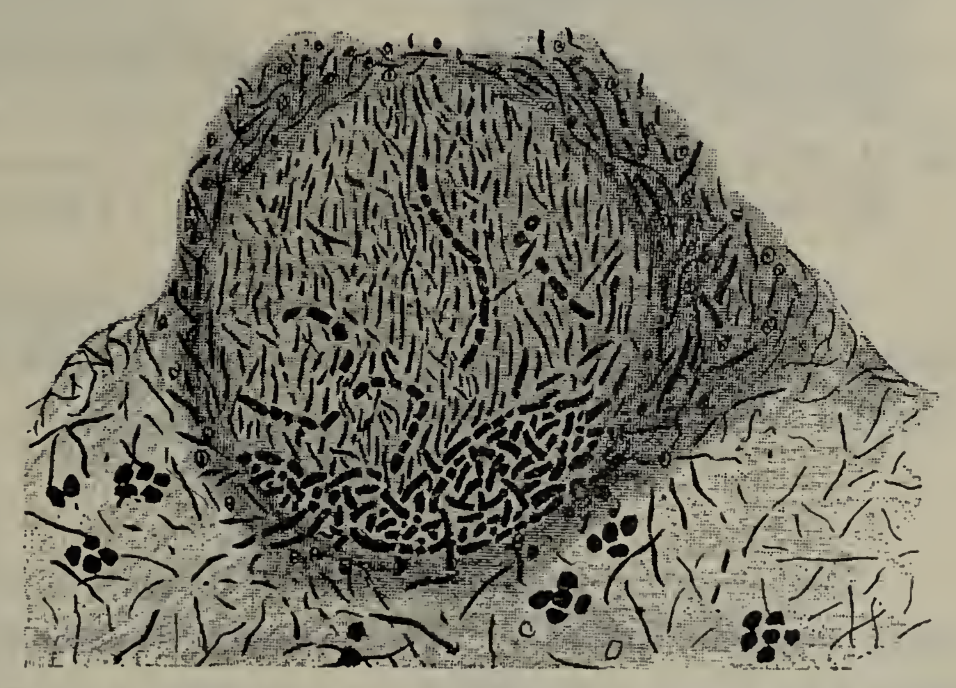


Fig. 10. *Stereocaulon.* Vergröfserung 1250. Sehr junge Apotheciumanlage. Beginn der Paraphysenbildung.

Ein bedeutend älteres Stadium stellt Figur 10 dar. Die Hüllhyphen beginnen bereits, sich parallel anzuordnen; der gröfste Teil der askogenen Zellen liegt im Grunde der Anlage, die sich bereits über das Niveau des Thallus erhebt. Rings um das junge Apothecium ist der Thallusrand stark gebräunt, so dafs man dieses umhüllende Gewebe bereits als Gehäuse bezeichnen kann. Die auf der Abbildung unter den Rand

der Anlage hervorragenden einzelnen Hyphenspitzen stammen aus dem Gehäuse. Unmittelbar unterhalb des Apotheciums liegen zerstreute Gonidiennester.

In dem auf Fig. 11 dargestellten Stadium ist die Ascusbildung bereits in vollem Gange. Die ganze Anlage ist im unteren Teil noch stark konkav gewölbt und noch vom Gehäuse überdeckt. Dies ist übrigens das am häufigsten zu findende Stadium.

Während des späteren Wachstums schiebt sich das Apothecium immer mehr an den Rand des Astes; die vorher konkave Wölbung wird, der Rundung des Höckers entsprechend, konvex, der Apothecienrand schwindet, und das fertige Apothecium entspricht schliefslich ganz dem lecideïnen Fruchttypus (Fig. 12).

Bei Stereocaulon ist also die Apothecienbildung ein rein vegetativer Prozefs. Die Carpogongruppen sind stark reduziert und ohne jede Andeutung eines weiblichen Sexualorgans.

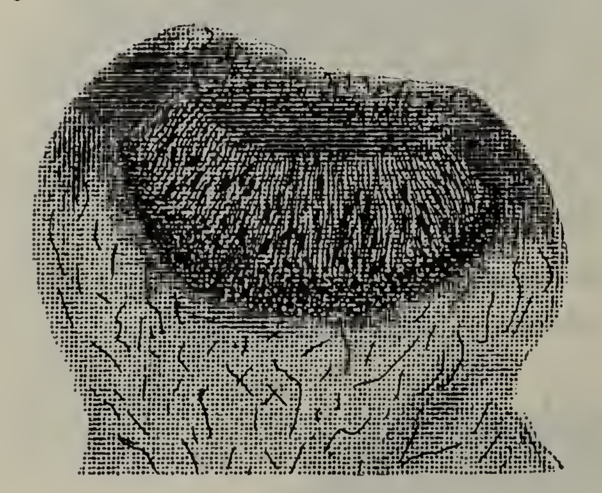


Fig. 11. *Stereocaulon.* Vergröfserung 66. Junges Apothecium.

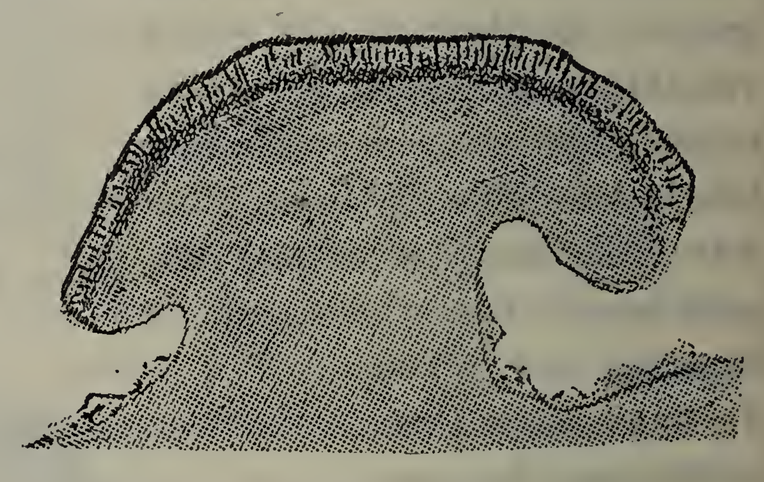


Fig. 12. *Stereocaulon.* Vergröfserung 33. Fertiges Apothecium.

Abweichend von Solorina und Peltigera sind hier trotzdem noch Spermogonien vorhanden, deren Spermatien aber zweifellos ihre Funktion als Sexualorgane nicht mehr ausüben.

Cladonia.

Die Gattung Cladonia ist bereits mehrfach und eingehend untersucht worden: aufser in der grofsen Monographie von Krabbe (10) auch von Borzi (4), Wainio (17) und Baur (3). Ich selbst untersuchte die Arten Cl. gracilis, Cl. degenerans und Cl. furcata. Das Material dazu war in der Umgebung des Müggelsees bei Berlin gesammelt.

1. Cladonia gracilis.

In bezug auf Lage, Gröfse und Entwicklung der Apothecien verhält sich Cl. gracilis ganz ähnlich, wie die von Baur beschriebene Cl. pyxidata.

Kleine, braune Erhebungen auf dem Becherrand zeigen schon makroskopisch das Vorhandensein von Apothecienanlagen an. Tatsächlich sieht man auf Schnitten durch diese Höcker typische Carpogongruppen (Fig. 13). Die Ascogone entstehen deutlich aus den vegetativen Hyphen, unterscheiden sich von ihnen aber durch den bedeutend gröfseren Durchmesser, die verhältnismäfsig viel dünneren Zellwände, grofsen Plasmareichtum und sehr starke Tinktionsfähigkeit. Trichogyne sind sehr zahlreich vorhanden; man sieht sie borstenartig nach allen Seiten aus dem Höckerchen herausragen. Ich vermute, dafs die dicken Trichogynspitzen, an denen viele Schmutzkörnchen haften und die zum Teil ganz verbogen sind, bereits befruchtet wurden, während dies bei den zarteren, kleineren Spitzen nicht der Fall zu sein scheint. Wie bei Cl. pyxidata zeigen auch hier und bei den anderen Arten die Hüllhyphen eine nahezu parallele Richtung, so dafs der Übergang in ein eigentliches Paraphysengewebe sehr einfach ist. Betreffs der weiteren Entwicklung des Apotheciums verweise ich auf die Ausführungen Baurs über Cl. pyxidata.

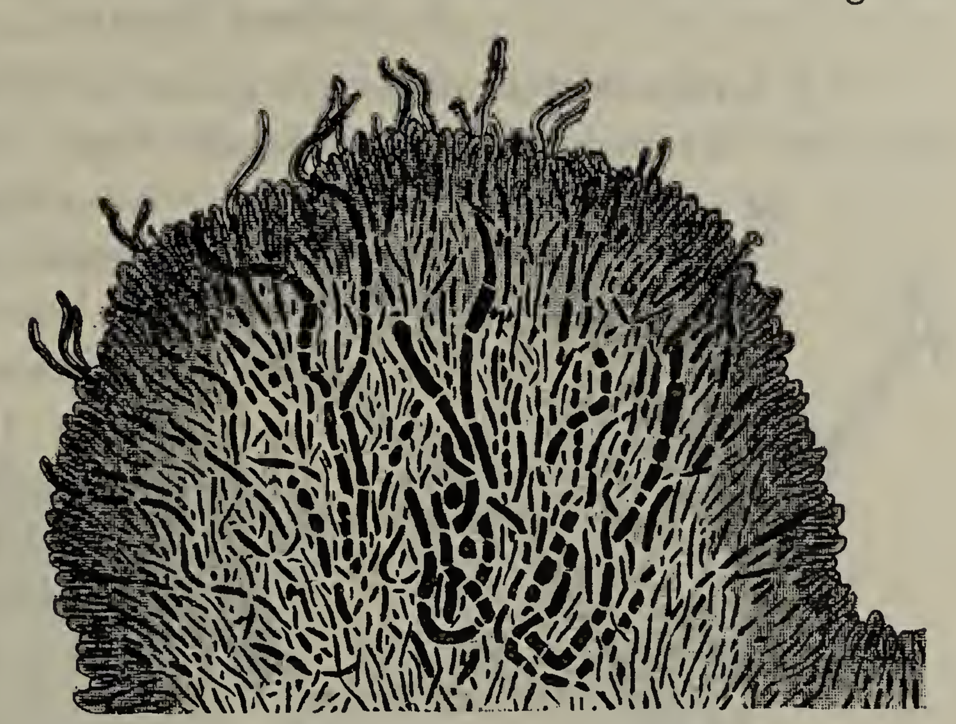


Fig. 13. *Gladonia gracilis.* Vergröfserung 850. Carpogongruppe.

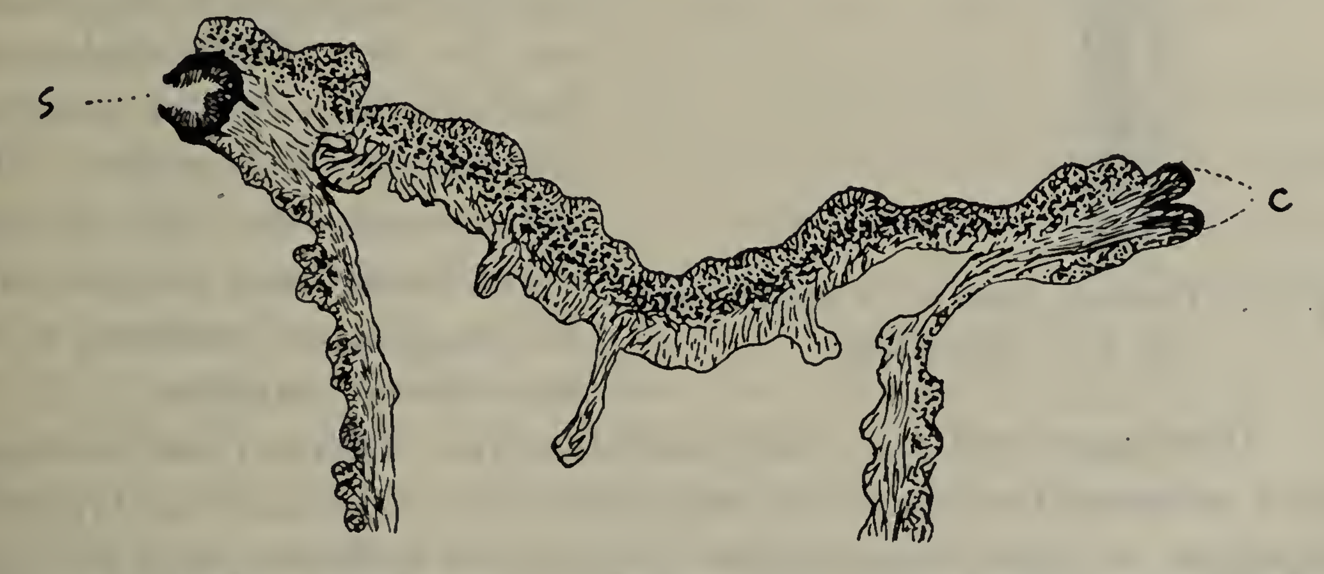


Fig. 14. *Cladonia degenerans.* Vergröfserung 60. Oberer Teil eines Podetiums. S = Spermogonium, C = Carpogongruppen.

2. Cladonia degenerans.

Diese Spezies hat verhältnismäfsig kleine Carpogone, die aber im übrigen denen von Cl. pyxidata und Cl. gracilis entsprechen. Nur scheinen mir die Trichogynspitzen besonders zart. Fig. 14 zeigt einen Schnitt durch den oberen Teil eines Podetiums; auf dem Becherrand sitzt links ein Spermagonium, rechts zwei Carpogonanlagen.

3. Cladonia furcata.

Cl. furcata bietet wieder ein gröfseres Interesse, weil ihr Habitus von dem der anderen beschriebenen Arten abweicht. Die gabelig verzweigten Podetien bilden nämlich keine Becher, sondern die Apothecien sitzen den zugespitzten Astenden direkt auf. Figur 15 zeigt ein solches Habitusbild; im übrigen verweise ich auf die sehr schönen Abbildungen in Krabbes Monographie (10).



Fig. 15. *Cladonia furcata.* Vergröfserung ca. 5/1. Habitusbild.

Fig. 16 zeigt einen Schnitt durch eine verzweigte Astspitze, die in jedem Höcker eine typische Carpogongruppe trägt. Die Askogonzellen sind vielleicht etwas schmäler und länger als bei den Bechercladonien; im Bauprinzip aber ist keinerlei Unterschied festzustellen. Es ist anzunehmen, dafs die anderen becherlosen Formen, wie Cl. rangiferina, uncinata u. a. sich ebenso verhalten.

Überhaupt darf man wohl, nachdem vier Vertreter der Gattung genau untersucht worden sind, schliefsen, dafs alle Cladonien typische Carpogone mit gut entwickelten Trichogynen besitzen, und dafs die Apotheciumanlagen alle übereinstimmend gebaut sind. Mit den Carpogonen des Collema-Typus haben sie wenig Ähnlichkeit. Von einer Schraubenbildung ist nirgends etwas zu entdecken; die Askogone liegen in gröfseren Gruppen, ziemlich unregelmäfsig verteilt und am unteren Ende oft ineinandergeschlungen, in den Höckerchen des Podetiumrandes.

Was die Morphologie der Cladonien betrifft, so sind die einzelnen Teile des Pflanzenkörpers bekanntlich sehr verschieden gedeutet worden.

Die früheren Autoren nannten das krustenförmige, horizontale Lager „Thallus", die säulchenartigen, vertikalen Erhebungen „Podetien". Die Unrichtigkeit dieser Bezeichnungen sucht Koerber dadurch zu beweisen, dafs der sog. Thallus der Autoren niemals fruktifiziert, dafs er nur sehr selten Soredien trägt und dafs er bei manchen Cladonien fehlen kann, „ohne dafs dadurch der Begriff der vollkommenen Flechte wesentlich gestört wird". Schliefslich betont er, dafs doch nicht das zuerst produzierte Horizontallager, sondern die später auf diesem entstehenden Gebilde die höheren und physiologisch wichtigeren seien. Auf Grund dieser Ausführungen spricht



Fig. 16. *Cladonia furcata.* Vergröfserung 786. Carpogonhöckerchen.

er von einem Protothallus bzw. einem „wahren" Thallus der Cladonien. Schwendener (16), der sich im Laufe seiner Flechtenuntersuchungen auch eingehend mit der Gattung Cladonia beschäftigte, übernimmt diese Koerber'schen Bezeichnungen einfach als solche, bemerkt aber dazu, „dafs eine richtige Deutung der Podetien und damit auch die Lösung der Frage, ob zwischen demselben und dem Excipulum proprium (das bekanntlich bei einigen Gattungen ebenfalls nach unten verlängert ist) eine nähere Analogie bestehe, nur durch genaue Untersuchungen über die Entwicklung beider Organe gewonnen werden kann".

Daraufhin hat dann Krabbe eingehende entwicklungsgeschichtliche Studien unternommen und auf Grund derselben zu dieser Frage scharf Stellung genommen.

Er nimmt die Benennung „Thallus" der früheren Systematiker für das Horizontallager wieder auf. Dagegen bezeichnet er die Podetien

inklusive Apothecien der Lehrbücher einfach als „Fruchtkörper", während er das Vorhandensein eines Podetiums thallöser Natur, an dem sekundär die Apothecien entstehen würden, ausdrücklich bestreitet. Zu dieser Anschauung führt ihn vor allem die folgende Beobachtung: Bei manchen Cladonien, zum Beispiel alcicornis, cariosa, decorticata, caespiticia u. a., ist bereits eine gut differenzierte Fruchtkörperanlage vorhanden, wenn das vertikal gerichtete Gewebe noch kaum den Thallusrand durchbrochen hat. Mit diesem Vorhandensein askogoner Hyphen in der Sprofsanlage ist für ihn ganz unzweifelhaft der apotheciale Charakter der letzteren bestimmt.

Nun bleiben gerade bei Cl. alcicornis, von der Krabbe auf Tafel II, Fig. 2 seines Werkes ein entsprechendes Bild gibt, die „Lagerstiele" (Sydow) andauernd schlecht entwickelt. Wie steht es aber mit Formen mit ausgeprägten Säulchenbildungen? Zunächst sagt Krabbe (p. 21):

„Die ersten Faserelemente junger Fruchtprimordien sind nur sehr schwer von jungen Rindenhyphen zu unterscheiden, um so mehr, als auch jene auf rein vegetativem Wege durch reichliche Aussprossungen der die Gonidienzone zusammensetzenden Fasern entstehen und aufserdem in ziemlicher Übereinstimmung mit dem Verhalten junger Rindenhyphen gleich nach ihrer Anlage senkrecht in der Rinde emporwachsen. In diesem Verhalten der Fruchtprimordien liegt es hauptsächlich begründet, dafs man die ersten Stadien der Fruchtprimordien mit aller Sicherheit erst dann erkennen kann, wenn eine Anzahl von Fruchthyphen (mindestens 8 bis 10) vorhanden ist, die sich in Gestalt eines kleinen Faserbündels von den übrigen Elementen der Rinde deutlich abheben."

Danach wären aber nur bei den wenigen Formen mit fast sitzender Fruchtanlage, bzw. bei solchen mit sekundärer Streckung des Basalteils des Fruchtkörpers, die jüngsten Stadien sicher zu diagnostizieren.

Bei den meisten Cladonien differenzieren sich aber die Fruchtanlagen erst in vorgerückteren Entwicklungsstadien, nachdem sie sich, wie Krabbe sich selbst ausdrückt, zu „verhältnismäfsig grofsen Gebilden mit reicher, äufserer Gliederung" entwickelt haben. Es bleibt unklar, als was diese „reiche, äufsere Gliederung" bis zur Differenzierung der Fruchthyphen aufzufassen wäre. Sind diese erst vorhanden, so bezeichnet Krabbe sie auch als „eigentümlich gestaltete Askusfrüchte", weil „die askogenen Hyphen innerhalb des

fortwachsenden Randes direkt ohne Bildung besonderer Fruchtkörperanlagen zur Ausbildung gelangen."

Mit dem Beweise der Unrichtigkeit dieses Satzes fällt aber Krabbes gesamte Theorie. Baurs und meine eigenen Untersuchungen zeigen zur Genüge, dafs tatsächlich „besondere Fruchtkörperanlagen" vorhanden sind, nämlich die geschilderten und abgebildeten typischen Carpogone mit ihren Trichogynen.

Anderseits hat Baur für Cl. pyxidata gezeigt, dafs die Podetien sich ganz unabhängig von den askogenen Hyphen entwickeln, also tatsächlich Gebilde thallöser Natur sind, die erst ihre vegetative Entwicklung vollenden, ehe die Ausbildung von Fruktifikationsorganen beginnt. Ebenso wie die primären Podetien, entstehen (ich stellte dies bei Cl. gracilis fest) die folgenden Bechergenerationen. Bei Cl. gracilis erheben sich die meisten neuen Sprosse auf dem Becherrande, zwischen Spermogonien und Apothecien. Häufig aber gehen sie auch von der eingesenkten Decke des Trichters aus (Fig. 15), und hier spricht wohl schon die Lage für die gänzliche Unabhängigkeit der Podetien von den Apothecien, da letztere bei sämtlichen Becherflechten ausnahmslos auf dem Rande des Bechers entstehen. Dieses Heraussprossen von der Mitte aus zeigen übrigens andere Spezies sehr viel schöner, z. B. Cladonia verticillata, von der sich bei Reinke eine gute Abbildung findet. Sowohl die peripheren als die mittleren Sprosse entwickeln sich analog den primären Podetien zu typischen, Apothecien und Spermogonien tragenden Bechern.



Fig. 17. *Cladonia gracilis.* Vergröfserung ca. 5/1. Sekundäre Sprossung der Becher.

Es scheint mir nach alledem zweifellos, dafs man als Frucht der Cladonien nur den obersten Teil des Podetiums der aus den Höckerchen bzw. der Carpogongruppe besteht, bezeichnen kann. Das Podetium selbst dagegen ist nichts als eine vegetative, vertikal gerichtete Sprossung des Horizontalthallus, wie sie in der Gruppe der Flechten nicht ohne Analogie dasteht.

Eine ähnliche Sprossung, wenn auch nicht so ausgeprägt wie bei den Cladonien, findet sich bei einigen Pertusariaceen, z. B. Pertusaria und Variolaria (eine Abbildung findet sich bei Darbishire (7). Hoch-

wahrscheinlich gehört ferner die eigentümliche Siphula Ceratites mit in diese Gruppe. Man könnte daher diese Arten als unvollkommene Strauchflechten betrachten. Allerdings läfst sich nicht eine einheitliche Reihe aufstellen, die etwa von einer niederen Krustenflechte in gerader Linie zu den Cladonien hinaufführte.

Es scheint überhaupt, als seien die Strauchflechten auf zwei ganz verschiedene phylogenetische Reihen zurückzuführen. Die Krustenflechte als niedrigste Form ist wohl der Ausgangspunkt für beide.

Dann aber findet bereits eine Spaltung statt. Die eine Reihe gelangt erst auf dem Umwege über Schuppen und blattartige Organe zu strauchartigen Sprossungen; ich nenne als Beispiel Parmelia lanata. Bei der anderen Reihe entwickeln sich direkt aus der Kruste hochentwickelte Sprofsformen; hierher gehören die Pertusarien mit effiguriertem Thallus, Siphula und die Cladoniaceen.

Ich wollte übrigens diese ganze Frage hier nur eben andeuten; eine näheres Eingehen darauf gehört gar nicht in den Rahmen der vorliegenden Arbeit.

Ob nun die Fruchtteile von Baeomyces und Calicium (auf die Schwendener in dem eben citierten Satz hinweist) nur gestreckte Excipula proprii darstellen, oder ob sie etwa auch den Cladonia-Podetien analoge Bildungen sind und sich von ihnen nur durch den Mangel der Gonidienschicht unterscheiden, — das zu entscheiden, ist vorläufig unmöglich. Dies wird erst festzustellen sein, wenn auch von den letztgenannten Formen die Entwicklungsgeschichte bekannt ist, über die vorläufig aber noch jede Angabe fehlt.

Xanthoria parietina.

Xanthoria ist bereits von Lindau (11) untersucht. Er sagt darüber: „Als jüngstes Stadium tritt ein pseudoparenchymatisches Gewebe auf, das auch mit Reagentien nur undeutliche fädige Struktur erkennen läfst. Erst durch Zerdrücken der Anlage bekam ich Carpogone, deren Zellen sich durch tonnenförmige Gestalt wieder scharf von denen der vegetativen Hyphen unterschieden. Trichogyne bemerkte ich nicht, doch bin ich überzeugt, dafs sie sich bei gutem Material ebenso zahlreich finden werden wie bei Physcia stellaris.“

Auch ich erwartete nach dem ganzen Habitus der Flechte typische Carpogone mit Trichogynen und zwar ziemlich reichlich zu finden. Ich untersuchte Material aus verschiedenen Gegenden — besonders aus dem Schwarzwald und aus der Umgebung des Müggelsees bei Berlin —, das zu ganz verschiedenen Jahreszeiten gesammelt war.

Wie bereits oben gesagt, war die Flechte auch in technischer Beziehung sehr günstig; ich konnte mit Leichtigkeit dünne Serienschnitte erzielen, die sich sehr scharf und deutlich färbten. Trotzdem waren jüngste Stadien überhaupt nur selten zu finden und von Trichogynen sah ich nirgends auch nur eine Andeutung. Die jüngsten Apothecienanlagen bestehen einfach in einem unregelmäfsigen, lockeren Hyphengeflecht (Fig. 18), das sich von den vegetativen Hyphen nur durch die kürzeren und dickeren Zellen unterscheidet.

Diese ersten und die zunächst darauf folgenden Entwicklungsstadien müssen in relativ ungemein kurzer Zeit erfolgen; nur so ist bei der grofsen Zahl der Früchte das seltene Vorkommen junger Anlagen zu verstehen. Die Carpogongruppen sprossen offenbar sehr schnell und reichlich aus; die ganze Form der Anlage ist in den nächsten Stadien noch ziemlich unverändert, nur ist das Geflecht jetzt viel dichter und geschlossener. In diesem Stadium sieht man auch schon die beginnende Paraphysenbildung.

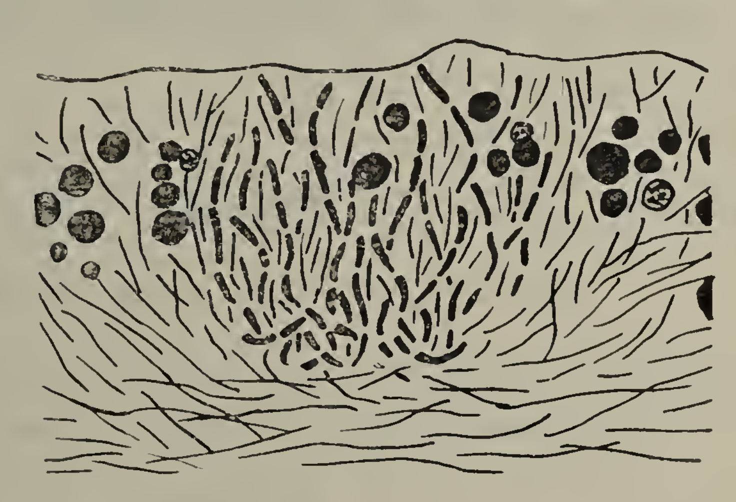


Fig. 18. *Xanthoria parietina.* Vergröfserung 720. Carpogongruppe.

Über die weitere Entwicklung des Apotheciums sagt Lindau: Bei ihrem (der Paraphysen) fortgesetzten schnellen Wachstum bildet sich zwischen ihren Scheiteln und den darüber liegenden Gewebeschichten ein linsenförmiger Hohlraum, der rasch an Gröfse zunimmt. Wie er zustande kommt, ist mir nicht recht bekannt.“

Ich habe von einem solchen Hohlraum nie etwas sehen können. Meines Erachtens findet ein einfaches Durchwachsen statt, ganz wie bei Physica pulverulenta, die Darbishire (6) beschrieben hat. Die Thallushyphen von Xanthoria verlaufen nur im mittleren Teil des Lagers in gleicher Richtung mit der Oberfläche. Nach der Rinde zu sind die Hyphen mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche orientiert, so dafs durch das Dazwischenschieben der gleichsinnig gerichteten Paraphysen die Rinde genügend gedehnt wird, um Raum für das Apothecium zu schaffen. Fig. 19 zeigt diese Anordnung der vegetativen Hyphen sowie der Paraphysen in einem ganz jungen Apothecium. Ein Excipulum proprium besitzt Xanthoria nicht. Es steht also wohl fest, dafs auffallenderweise Xanthoria in der Apothecienentwicklung sich nicht den nahestehenden Physcien — pulverulenta

und stellaris — anschliefst, sondern dafs sie ihre Früchte auf rein vegetativem Wege entwickelt. Das Gleiche gibt ja Mezger für



Fig. 19. *Xanthoria.* Vergröfserung 720. Junges Apothecium.

Parmelia physodes an; auch scheint es nach noch nicht abgeschlossenen Beobachtungen Baurs, dafs Parmelia olivacea apogam ist.

Ramalina fraxinea.

Auch Ramalina ist bereits von Lindau (11) eingehend untersucht worden. Betreffs des anatomischen Baues verweise ich auf seine und Schwendeners (16) Untersuchungen.



Fig. 20. *Ramalina.* Vergröfserung 40. Schnitt durch den Thallus. c = Carpogongruppen.

Fig. 20 zeigt auf einem Querschnitt die Verteilung der Carpogongruppen. Sie liegen ziemlich dicht nebeneinander in mehr oder weniger ausgeprägten Erhebungen der Thallusrinde. Eine einzelne Carpogongruppe ist in stärkerer Vergröfserung in Fig. 21 abgebildet. Trichogyne sind meist ziemlich reichlich vorhanden und ragen zuweilen weit über

die Rinde hinaus. In bezug auf die Askogone kann ich Lindaus Angaben nur bestätigen. Ihre Zellen sind sehr breit und färben sich stark mit den üblichen Reagentien. Die einzelnen Askogone sind unregelmäfsig miteinander verflochten.

Die Anlagen liegen stets sehr dicht unter der Thallusoberfläche; von der Rinde ist über ihnen, wie auch Lindau sagt, kaum etwas zu sehen. Lindau sagt an dieser Stelle: „Sie (die Rinde) erscheint oben uneben und corrodiert, wie wenn durch das Herauswachsen der Trichogyne Stücke ihres abgestorbenen, obersten Teiles abgerissen worden wären."

Dieser Ansicht kann ich mich nicht anschliefsen, denn wenn man auch sagen kann, dafs, der Mehrzahl der Askogone entsprechend, jedes Carpogon eine „grofse Anzahl" von Trichogynen aufweist, so sind es doch im Verhältnis zu dem Stück der Thallusoberfläche,

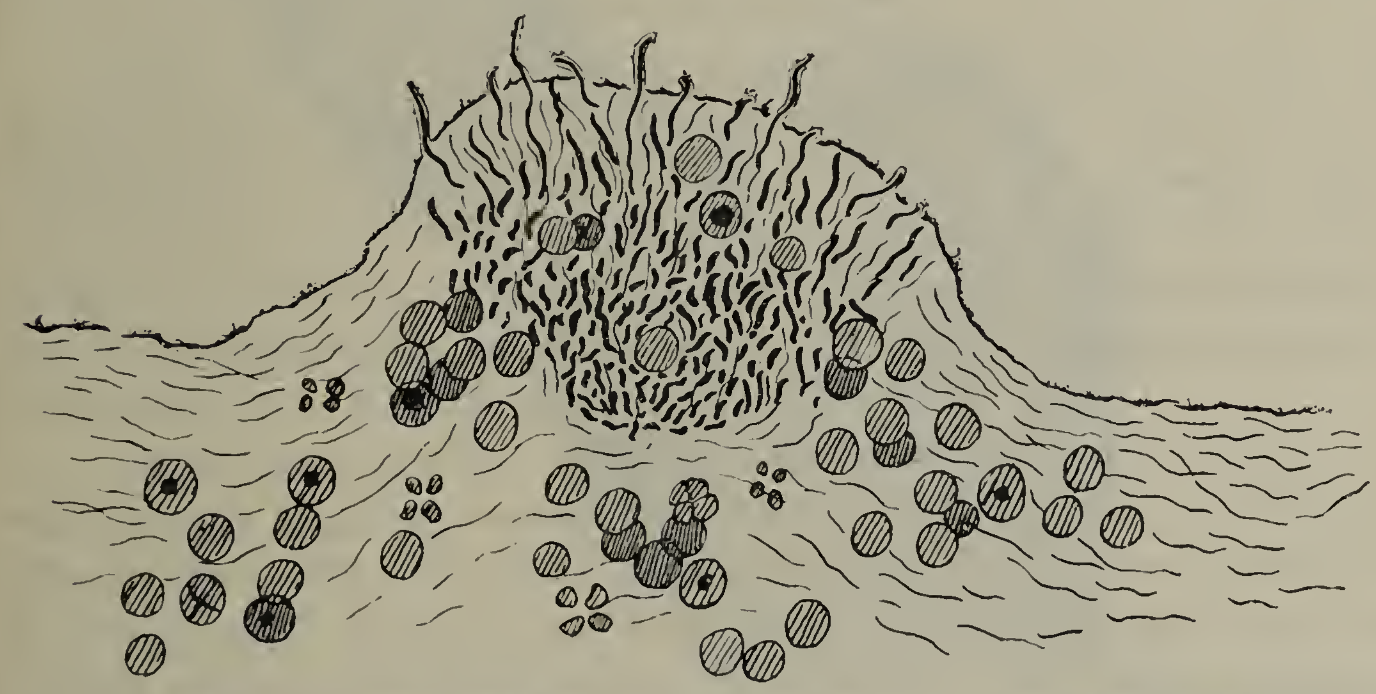


Fig. 21. *Ramalina fraxinea.* Vergröfserung 580. Carpogongruppe.

unter der sich das Apothecium ausbreitet, nur sehr wenige, und es ist wohl kaum anzunehmen, dafs diese vereinzelten Hyphen eine nennenswerte mechanische Wirkung ausüben sollten. Ich komme hierauf am Schlusse dieser Arbeit noch einmal zurück.

Bei Fig. 20 wäre noch darauf aufmerksam zu machen, dafs die Carpogone ähnlich verteilt sind wie bei Anaptychia,[5] die auch solche losen Gruppen aufweist; dagegen liegen sie einerseits nicht ganz so vereinzelt, wie bei Collema, anderseits nicht so dicht wie bei Parmelia.

Die weitere Entwicklung des Apotheciums erfolgt ähnlich wie bei Physcia auf Grund einfacher Durchwachsung. Denn wenn auch die Rinde des Ramalinathallus vorwiegend aus längs gerichteten Hyphen besteht, so sind doch an einzelnen Stellen, immer aber in der Umgebung

der jungen Fruchtanlagen die Rindenhyphen senkrecht zur Oberfläche orientiert und setzen daher dem Durchwachsen der ihnen gleich gerichteten Paraphysen keinen Widerstand entgegen.

Lichina confinis.

Ich schicke voraus, dafs es sich nur um vorläufige, noch nicht abgeschlossene Beobachtungen handelt.

Lichina wächst auf Steinen an der Meeresküste, und zwar stets innerhalb der Flutgrenze, so dafs sie einerseits nicht dauernd trocken bleibt, anderseits nicht immer unter Wasser steht (wie z. B. eine Verrucaria-Art), sondern täglich zweimal bespült wird. Mein Material



Fig. 22. *Lichinia confinis.* Vergröfserung 450. Astende. S = Spermogonium, C = Carpogongruppe.

war von Herrn Dr. Baur in Bergen (Norwegen) im September gesammelt worden.

Die anatomischen Verhältnisse sind von Schwendener (16) klargelegt worden; ich brauche daher hier nicht näher darauf einzugehen.

Man kann ziemlich leicht die vegetativen Rasen von den fructifizierenden unterscheiden; letztere sind an den keuligen Anschwellungen der apothecientragenden Zweigenden meist deutlich zu erkennen. In solchen Anschwellungen findet man auf Schnitten die jungen Fruchtanlagen. Fig. 22 zeigt einen solchen Querschnitt, der ein Spermogonium und am oberen Ende eine Carpogongruppe trägt. Das

Spermogonium ist eingesenkt und sehr grofs; sonst zeigt es keinerlei Besonderheiten. Übrigens sind Spermogonien sehr reichlich vorhanden.

Die Carpogongruppen weisen stets mehrere, meist deutlich schraubig gewundene Carpogone auf, die der ganzen Anlage nach sehr auf das Vorhandensein einer Trichogyne schliefsen lassen. Leider ist es mir aber niemals gelungen eine solche aufzufinden. Ich halte es trotzdem für unwahrscheinlich, dafs die Lichina-Früchte sich rein vegetativ entwickeln, sondern ich glaube, dafs mein Material vielleicht etwas zu spät gesammelt war, so dafs ich nur solche Carpogone vor mir hatte, die bereits befruchtet und deren Trichogyne infolgedessen schon zugrunde gegangen waren. Jedenfalls möchte ich die Untersuchung dieser Flechten nicht für erledigt halten, ehe ich nicht jüngeres Material präpariert habe, wozu ich später Gelegenheit zu finden hoffe.

Schlufsbemerkungen.

Wie schon im Anfang der Arbeit bemerkt, lag es nicht in meiner Absicht, mit Hilfe dieser Untersuchungen die Frage nach der Sexualität der Flechten lösen zu wollen. Sowohl zur Lösung dieses Problems, wie zur Aufstellung einer Flechtensystematik sind Vorarbeiten in Gestalt morphologischer und entwicklungsgeschichtlicher Studien notwendig und nur zu diesen sollen die vorstehenden Untersuchungen einen Beitrag liefern.

Am interessantesten von den hier beschriebenen Gattungen ist wohl Graphis elegans; einesteils, weil sie einen Einblick in die Fruchtbildung einer bisher entwicklungsgeschichtlich nicht genau bekannten Flechtengruppe gewährt, als auch weil das Apothecium von den meisten anderen Flechtenfrüchten abweichende Verhältnisse aufweist. Allerdings stehen diese Regenerationserscheinungen nicht einzig da innerhalb der Flechten. So haben Baur (2) und Krabbe (8) gezeigt, dafs bei Pertusaria ähnliche Prozesse vor sich gehen. Nur entstehen dort die späteren Generationen nicht innerhalb des primären Apotheciums, sondern die askogenen Hyphen „wandern" nach oben, so dafs jedesmal das neue Apothecium über dem vorhergehenden entsteht. Aber im Prinzip handelt es sich bei beiden Flechten um die gleiche, allerdings sehr merkwürdige Erscheinung.

Zum Schlufs möchte ich noch einige Worte über die Lindau'sche Terebrator-Theorie sagen.

Zunächst kommt diese Deutung der Trichogyne ja überhaupt nur bei solchen Apothecien in Frage, die unterhalb einer ausgeprägten Rinde entstehen. Diesen intern sich entwickelnden Apothecien kann

man solche gegenüberstellen, die von vornherein gewissermafsen frei liegen, also extern entstehen.

Bei den intern gebildeten kann man wiederum zwei Typen unterscheiden in bezug auf die Art, in welcher das Apothecium zur Oberfläche gelangt.

Ein Beispiel für den ersten Typ sei Solorina. Nach den Angaben von Baur liegen die Rindenhyphen ganz untrennbar und lückenlos verflochten über der Carpogongruppe, so dafs man ein Durchbrechen des Apotheciums erwarten könnte. Tatsächlich stirbt aber die Rinde bald ab und liegt nur noch als Haut über dem Apothecium, das also keine weiteren mechanischen Vorrichtungen braucht, um seinen Weg an die Oberfläche zu bahnen.

Der zweite Typ der intern entstehenden Apothecien kann durch Physcia illustriert werden. Hier sind die Rindenhyphen von vornherein senkrecht zur Oberfläche orientiert; während des Zwischenschiebens der jungen Paraphysen erfolgt Dehnung und Mitwachsen der Rinde, so dafs es sich hier überhaupt nicht um ein Durchbrechen, sondern nur um ein allmähliches Durchwachsen des Apotheciums handelt.

Schliefslich ganz unverständlich erscheint die Funktion einer „Terebrator-Hyphe“ bei den extern entstehenden Apothecien, wie z. B. Cladonia und Lecanora. Und gerade hier sind sehr reichliche, relativ kräftige Trichogyne entwickelt.

Lindaus Theorie ist also doch wohl für die Gesamtheit der Flechtentrichogyne unhaltbar. Immerhin ist es darum doch möglich, dafs bei einzelnen reduzierten Formen die Trichogyne, die nicht mehr befruchtet werden, sekundär eine mechanische Funktion übernommen haben.

Vorstehende Arbeit ist im botanischen Institut der Universität Berlin ausgeführt worden.

Für die Anregung dazu und für vielfache freundliche Unterstützungen spreche ich Herrn Geheimrat Schwendener und Herrn Dr. Baur an dieser Stelle meinen Dank aus.

Ebenso danke ich Herrn Sanstede in Oldenburg für seine Hilfe beim Sammeln des Materials.

Berlin, Botanisches Institut der Universität, 25. November 1904.

Literatur.

1. Baur, E., Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen. Berichte d. D. bot. Ges. 1898.
2. — — Über Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Flora 1901, Bd. 88.
3. — — Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien. Botan. Zeitg. 1904.
4. Borzi, Studii sulla sexualita degli ascomiceti. Nuovo giorn. bot. ital., 1870, 10.
5. Bitter, G., Zur Morphologie und Systematik von Parmelia, Untergattung Hypogymina. Hedw. 1901.
6. Darbishire, O. V., Über die Apothecienentwicklung der Flechte Physcia pulverulenta (Schreb). Pringsh. Jahrb. 34.
7. — — Die deutschen Pertusariaceen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Apothecienbildung. Englers Jahrb. 1877, 22.
8. Krabbe, Entwicklung, Teilung und Sprossung einiger Flechtenapothecien Botan. Zeitg. 1882.
9. — — Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Cladonien. Berichte d. D. bot. Ges. 1884, I.
10. — — Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung Cladonia. Leipzig 1891.
11. Lindau, S., Über Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Flora 1888.
12. Mezger, Untersuchungen über die Entwicklung der Flechtenfrucht. Fünfstücks Beiträge. 1904.
13. Reinke, J., Abhandlungen über Flechten I u. II. Pringsh. Jahrb. 1894.
14. — — do. III u. IV. Ebenda 1895.
15. — — do. V. Ebenda 1896.
16. Schwendener, S., Untersuchungen über den Flechtenthallus. Nägelis Beiträge zur wiss. Bot. 1858/60.
17. Wainio, Monographia Cladoniarum universalis. Acta sec. pro fauna et flora fennica. 20. Helsingfors 1897.

Studien über die Wurzelsysteme einiger dicotyler Holzpflanzen.

Von **M. Büsgen.**

Hiezu Tafel I—IV und 32 Textfiguren.

Während eines Aufenthaltes in Buitenzorg, den mir das Reichsstipendium zum Besuch des botanischen Gartens daselbst ermöglichte, hatte ich Gelegenheit, in der benachbarten Tjikeumeuh Sämlinge einer Anzahl von wichtigen tropischen Kulturgewächsen zu ziehen. Gleichzeitig sammelte ich, zum Teil unter erheblichen Schwierigkeiten, ein ziemlich ausgedehntes Material an Wurzeln von anderen tropischen Holzpflanzen, um dieselben einer vergleichenden, morphologischen und anatomischen Untersuchung zu unterwerfen. Im folgenden sind einige an diesem Material und an einer Anzahl einheimischer Holzpflanzen gemachte Beobachtungen mitgeteilt.

Die Kulturen in Tjikeumeuh dauerten von Mitte Oktober bis Ende Februar, so dafs es sich um lauter $4^1/_2$ Monate alte Pflanzen handelt. Dieselben wurden in je 12 Exemplaren in drei nebeneinander gelegenen Beeten gezogen, deren Boden mit Mist gut gedüngt und zum Teil mit Zusätzen von Kalk versehen wurde. Beet 1 erhielt keinen Kalk, war also wie der natürliche Boden in Tjikeumeuh sehr kalkarm. Beet 2 erhielt einen mäfsigen, Beet 3 einen starken Kalkzusatz, der bis zur Tiefe von einem Fufs sorgsam mit dem übrigen Boden vermengt wurde. Zunächst zähle ich die kultivierten Pflanzen auf, indem ich dabei kurz angebe, wie der Kalk gewirkt hat; näheres über diese und andere Pflanzen nebst Bemerkungen allgemeiner Art enthalten die dann folgenden Spezialbeschreibungen. Die Abbildungen auf Tafel I stellen je ein mittelgrofses Exemplar der kultivierten Pflanzen dar.

Caesalpinia coriaria gedieh auf allen drei Beeten nur schlecht, am wenigsten gut aber auf dem kalkreichsten Beet; diese Art wird nicht weiter in Betracht gezogen. Die übrigen Pflanzen gediehen im allgemeinen auf allen Beeten. Thea assamica erschien durch reichlichen Kalkzusatz etwas geschädigt, Eugenia aromatica, Castilloa elastica, Cinnamomum zeylanicum, Coffea liberica und Theobroma Cacao waren

auf dem nicht gekalkten Beet etwas zurückgeblieben, dürften also unter gegebenen Umständen für eine mäfsige Kalkdüngung empfänglich sein; Swietenia Mahagoni, Cola acuminata und Pithecolobium Saman verhielten sich völlig indifferent. Die einzige Pflanze, welche sich durch bedeutend bessere Entwicklung für die Kalkdüngung wirklich dankbar erwies, war Albizzia moluccana. Weitere Erfahrungen über das Gedeihen der genannten Pflanzen in Plantagenkulturen auf verschiedenen Böden liefsen sich auf Java nicht einsammeln, da die dortigen Plantagen fast durchweg auf dem einförmigen Verwitterungsboden andesitischer Vulkangesteine sich befinden.

Bei dem Wurzelsystem unserer einheimischen Bäume lassen sich, wie ich früher („Allgemeine Forst- und Jagdzeitung", 1901) zeigte, im allgemeinen zwei Typen unterscheiden. Sie haben nichts mit der Unterscheidung von Pfahlwurzeln, Flachwurzeln und Herzwurzeln zu tun, die sich auf die Tracht der ganzen Wurzelsysteme bezieht und in vielen Fällen von der Natur des Bodens abhängt, vielmehr prägen sie sich in dem Charakter der letzten Auszweigungen eines Wurzelsystems aus, wie er sich darstellt

1. in der Dicke der einzelnen Wurzelästchen,
2. dem Verhältnis zwischen der Länge und Stärke der letzten Nebenwurzeln zu Länge und Stärke ihrer Mutterwurzel,
3. in dem Reichtum und Charakter der Verzweigung in den äufsersten Regionen des Wurzelsystems.

Unter diesen drei Punkten ist 1 am wenigsten von den äufseren Umständen abhängig, während 2 und 3 namentlich lokal je nach den Eigenschaften der Umgebung der Wurzeln mancherlei Modifikationen erleiden können.

Es ist leicht zu verstehen, dafs von den drei genannten Eigenschaften der Saugwurzelsysteme zum grofsen Teil ihre Arbeitsweise abhängt. Ein Vergleich der Eschenwurzel mit der Wurzel der Rotbuche mag dies näher dartun.

Die letzten Ausläufer des Wurzelsystems der Esche (Tafel II) zeigen lauter langgestreckte, etwa $^1/_4$ bis $^1/_2$ mm dicke Zweige, die einen Unterschied zwischen Mutterwurzeln und Tochterwurzeln kaum erkennen lassen und sich nach allen Seiten im Boden ausbreiten. Die relative Dicke der verschiedenen Würzelchen geht Hand in Hand mit spärlicher Verzweigung; man sieht sofort, dafs ein solches Wurzelsystem wohl geeignet ist, gröfsere Bodenmassen zu durchwuchern, dafs aber die einzelnen Teile des von der gesamten Wurzelmasse in Anspruch genommenen Areals nicht besonders stark ausgenutzt werden

können. Die Wurzelteile, welche am meisten zur Zersetzung der Bodenmineralien und zur Wasseraufnahme beitragen, sind die behaarten Partieen hinter den Wurzelspitzen. Deren Anzahl aber ist bei der Esche in einem gegebenen Bodenvolum verhältnismäfsig klein. Selbst wenn der ganze abgebildete Teil des Wurzelsystems aufnahmefähige Haare trägt, bleiben, da die Haare bei derartigen Wurzelsystemen nur kurz zu sein pflegen, innerhalb des Ausbreitungsgebietes der Saugwurzeln ziemlich beträchtliche Bodenteile der Einwirkung der letzteren entzogen. Die Eschenwurzel vermag demnach wohl extensiv zu arbeiten, indem sie ihre Wurzeln weit ausbreitet, ist aber zu intensiver Ausnutzung eines jeden kleinen Bodenvolums weniger befähigt.

Die letzten Auszweigungen des Wurzelsystems der Rotbuche (Tafel III) sind nach einem ganz anderen Typus gestaltet. Hier fällt auf den ersten Blick die geringere Dicke und die sehr viel gröfsere Anzahl der letzten Faserwürzelchen ins Auge. In einem gegebenen kleinen Bodenvolum, etwa einem Kubikzentimeter, können hier sehr viel mehr aufnehmende Spitzen vorhanden sein als bei der Esche. Freilich ist dafür das ganze Wurzelsystem nicht so reich entwickelt und so ausgedehnt wie bei dem letztgenannten Baum. Das Wurzelsystem der Buche hat eine mehr intensive Arbeitsweise.

Es ist dieser Unterschied zwischen extensiv und intensiv arbeitenden Wurzelsystemen nicht gleichbedeutend mit einem Unterschied in der Gröfse der aufnehmenden Fläche oder der auf das Wurzelsystem verwandten Substanzmenge. Ich glaube kaum, dafs das Extensivsystem der Esche eine geringere Oberflächenentwicklung hat, als das Intensivsystem der Buche, und auch das Trockengewicht eines jeden von beiden steht zu dem des zugehörigen Sprosses (ohne Blätter) im selben Verhältnis (es ist ihm ungefähr gleich, wie man leicht aus der Lage des Schwerpunkts in der Gegend des Wurzelhalses erkennt). Vielmehr handelt es sich um zwei verschiedene Arten der Verteilung der Wurzelsubstanz im Boden, welche Unterschiede in der Methode der Ausnützung deselben, speziell in der Wasserversorgung bedingen. Beide Methoden können dem Baume gleichviel Mineralstoffe zuführen, da deren Beschaffung nur von der Oberflächenentwicklung der gesamten absorbierenden Wurzelmasse abhängt. Ein Baum mit intensiver Wirtschaftsweise wird aber mehr im stande sein, auch die letzten kleinen Wasserhüllen der Bodenteilchen aufzunehmen, als der extensiv wirtschaftende. Diesem letzteren wird bei seinem weit verbreiteten Wurzelsystem im Waldboden meistens eine absolut gröfsere Wassermenge zu Gebote stehen. Er wird aber

auch an eine solche gebunden sein und unter Umständen auf Standorten nicht mehr gedeihen können, denen ein intensiv arbeitendes System noch Wasser zu entnehmen vermag. Sachs (Landwirtschaftl. Versuchsstationen 1859 cit. in Pfeffers Pflanzenphysiologie I, 151) hat gezeigt, dafs eine junge Tabakpflanze verschiedenen Böden nur Bruchteile ihres gesamten Wassergehaltes entzog und welkte, als dieselben, je nach ihrer Natur, noch 12,3 %, 8 %, 1,5 % Wasser enthielten. So könnte man erwarten, dafs die von verschiedenen Versuchspflanzen zurückgelassenen Wassermengen je nach der Ausbildung der Wurzelsysteme verschieden sein müfsten. Experimentelle Erfahrungen hierüber scheinen nicht vorzuliegen. Doch sprechen andere Gründe dafür, dafs der hier gemachte biologische Unterschied zwischen den Wurzelsystemen nicht ganz willkürlich ist. So steht beispielsweise der Ruf, den die Esche bei den Forstwirten geniefst, mit obigen Annahmen ganz im Einklang. Sie gehört zu denjenigen Waldbäumen, welche an die Fruchtbarkeit des Bodens die höchsten Anforderungen stellen und zugleich zu den Holzarten gröfsten Wasserverbrauchs. Für den letzteren sind nun freilich wohl in erster Linie die Blätter mafsgebend. Tatsächlich verdunstet die Esche, nach den bekannten Versuchen v. Höhnels (Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen, herausg. von Seckendorff, Wien X. 1884) mehr als jede andere Holzart und man kann sich fragen, ob der grofse Anspruch, den sie an den Boden stellt, mehr auf dem grofsen Verbrauch beruht oder darauf, dafs ihr Wurzelsystem auf extensive Wasserwirtschaft angewiesen ist. Andererseits wird ein Baum trotz eines auf extensive Wasserwirtschaft eingerichteten Wurzelsystems auch auf trockenen Standorten aushalten können, wenn er genügende Schutzmittel gegen unzeitgemäfse Transpiration besitzt, wie solche z. B. im xerophilen Blattbau oder der Fähigkeit, die Spaltöffnungen zu verschliefsen (s. Stahl, Bot. Ztg. 1894) gegeben sind. Dies würde z. B. auf unsere Kiefern passen, die trotz eines ziemlich extensiven Wurzelsystems an den Boden nur sehr geringe Ansprüche stellen.

Die Dicke der letzten Auszweigungen der Extensivsysteme ermöglicht denselben, relativ bedeutende Wassermengen zu speichern. Ihre starken primären Rinden können als Reservoire angesehen werden, die zwischen dem grofsen Wasserverbrauch wie er bei der Esche und anderen Vertretern des Extensivtypus stattfindet, und dem Wasserzustrom regulierend eintreten. Für krautige Pflanzen hat Kroemer (cit. s. u.) darauf hingewiesen, dafs auch hier bei Hydrophilie die Wurzelrinde stärker zu sein pflegt als bei anderer Anpassung.

Buche und Esche stellen unter unseren einheimischen Bäumen zwei Extreme dar, zwischen denen sich zahlreiche Zwischenstufen finden, als deren Repräsentanten die Ahornarten gelten können. Ihre letzten Wurzelauszweigungen sind dicker als die der Buche, aber dünner als die der Esche und auch die Anzahl der aufnehmenden Spitzen innerhalb eines gegebenen Bodenvolums hält beim Ahorn zwischen Esche und Buche etwa die Mitte (Fig. 1).

Janse hat in seiner Arbeit über die Endophyten der Wurzeln einiger javanischer Pflanzen auf ähnliche Unterschiede in der Ausbildung der Wurzelsysteme aufmerksam gemacht, wie sie oben konstatiert wurden. (Annales d. jardin. botanique d. Buitenzorg vol. XIV 1897 pag. 170.) Er fand, dafs die von ihm untersuchten Wurzeln grofse Unterschiede in der Verästelung, der Dicke und der Starrheit erkennen liefsen und bildet folgende drei Gruppen: 1. die Würzelchen sind durch bedeutende Dicke ausgezeichnet (bis zu 3 mm); 2. Würzelchen etwas weniger dick mit etwas reicherer Verzweigung, aber mit ziemlich langen und geraden Würzelchen besetzt; 3. das Wurzelsystem zeigt eine sehr reiche Verzweigung. Seine Würzelchen sind sehr dünn (bis zu 0,1 mm) und kurz, aber stets ziemlich starr. Eine vierte Gruppe umfafst nur einige Kräuter, deren Wurzeln Janse als lang, dünn und biegsam (assez souples) bezeichnet. In jeder dieser Gruppen figurieren Pflanzen aus den verschiedensten Familien. Janse hat weitere Betrachtungen an diese Zusammenstellung nicht geknüpft.

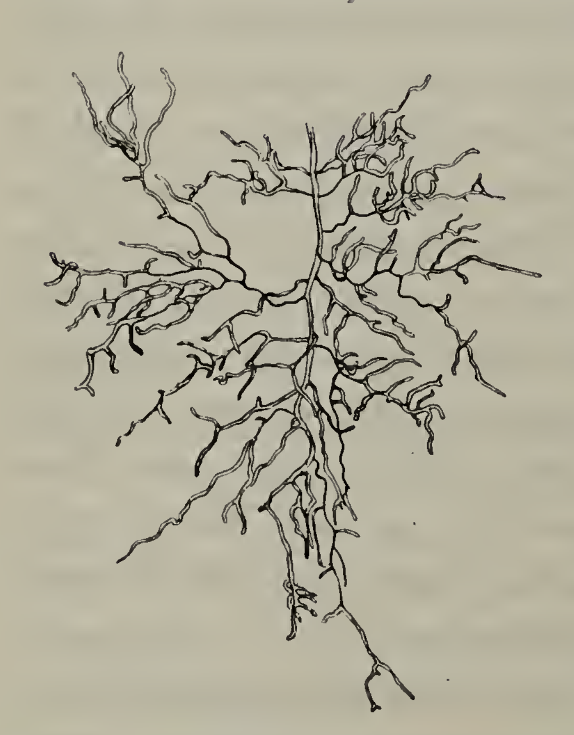


Fig. 1. Aus dem Wurzelsystem des Spitzahorn.

Die umfassendste neuere Arbeit über die äufseren Eigenschaften der Wurzelsysteme, die auch deren biologische Bedeutung behandelt, ist ein Aufsatz von Freidenfelt (Flora o. allgem. bot. Ztg. Bd. 91 Ergzsbd. z. Jahrg. 1902 pag. 115 bis 208). Er bezieht sich ausschliefslich auf krautige Pflanzen und stellt für diese eine grofse Anzahl von Typen auf, deren Übersichtlichkeit darunter etwas leidet, dafs der Verfasser morphologische und biologische Faktoren gleichzeitig als Einteilungsprinzipien herangezogen hat. Er unterscheidet zunächst Hauptwurzelformen, d. h. solche, bei denen die primäre

Wurzel erhalten bleibt, gleichviel, ob sie sich bald in ein überwiegend entwickeltes System von Saugwurzeln auflöst oder als Pfahlwurzel auftritt. Ihnen gegenüber stellt er Adventivwurzelformen, bei welchen das Wurzelsystem sich wesentlich aus Adventivwurzeln zusammensetzt (z. B. Gräser). Biologisch lassen sich die beiden genannten Formen wohl nicht streng auseinander halten. Für die Typen wenigstens, bei welchen keine ausgesprochene Pfahlwurzel vorhanden ist, scheint es mir biologisch gleichgültig, ob sie aus einer primären Wurzel oder adventiv entstanden sind. Weiter werden Haftwurzeltypen und Saugwurzeltypen unterschieden. Die ersteren umfassen Wurzelsysteme mit mehr oder weniger groben und tiefgehenden, in der Regel als Speicherorgane funktionierenden Wurzeln (Orchideen etc.), die letzteren Systeme mit mehr oder weniger feinen nicht tiefgehenden Wurzeln, die keine Bedeutung als Speicherorgane besitzen. Für unseren Zweck wichtig ist die Unterscheidung in mesophilxerophile Typen einer-, hydrophile Typen andererseits. Die hydrophilen Typen charakterisiert nach Freidenfelt 1. der Ersatz der primären Wurzeln durch Adventivwurzeln, 2. die Stärke und die geringe oder ganz mangelnde Verzweigung der Haupt- und Nebenwurzeln. Einige abweichende Formen mit feineren und reicher verzweigten Nebenwurzeln (Juncus, Phragmites) sind zum Ertragen zeitweiliger Trockenheit befähigt. An die hydrophilen Typen kann man Freidenfelts „adventiven Mullsaugwurzeltypus“ anschliefsen, dem die Wurzelsysteme der „Mullheliophoben“ d. h. der Pflanzen des lockeren feuchten Waldbodens angehören (Anemone nemorosa, Majanthemum bifolium u. a.). Ihre Wurzelsysteme würden zu unseren Extensivsystemen zählen. Das andere Extrem ist Freidenfelts adventiver Saugwurzeltypus der Xerophyten, der durch dünne Wurzeln I. Ordnung ausgezeichnet ist, welche eine grofse Menge von Nebenwurzeln entsenden, die ihrerseits reich und wiederholt in äufserst feine Endzweige geteilt sind (psammophile Carices, Festuca ovina). Solche Formen würden zu unseren Intensivsystemen zu rechnen sein.

Bei Holzpflanzen liegt die Sache insofern einfacher, als bei den Bäumen (die Palmen etwa abgerechnet) das Bedürfnis nach Befestigung, soweit es sich um die Saugwurzeln handelt, als gleich angenommen werden darf, bei den jüngsten Wurzelteilen Unterschiede in der Speicherfunktion wohl nur in bezug auf Wasser eine Rolle spielen und von den Unterschieden zwischen primären und adventiven Wurzeln abgesehen werden kann.

I. Coffea liberica.

Die mittlere Höhe meiner Kulturpflanzen zeigte in den drei Beeten keine erheblichen Unterschiede; sie betrug etwa 14,5 cm. Die Wurzeln stiegen etwa 20 cm tief in den Boden hinab, wobei die schwächeren Pflanzen die Pfahlwurzel stärker hervortreten liefsen, während sie sich bei den übrigen in einem starken Büschel von Wurzelverzweigungen verbarg. Ältere Kaffeepflanzen besitzen eine

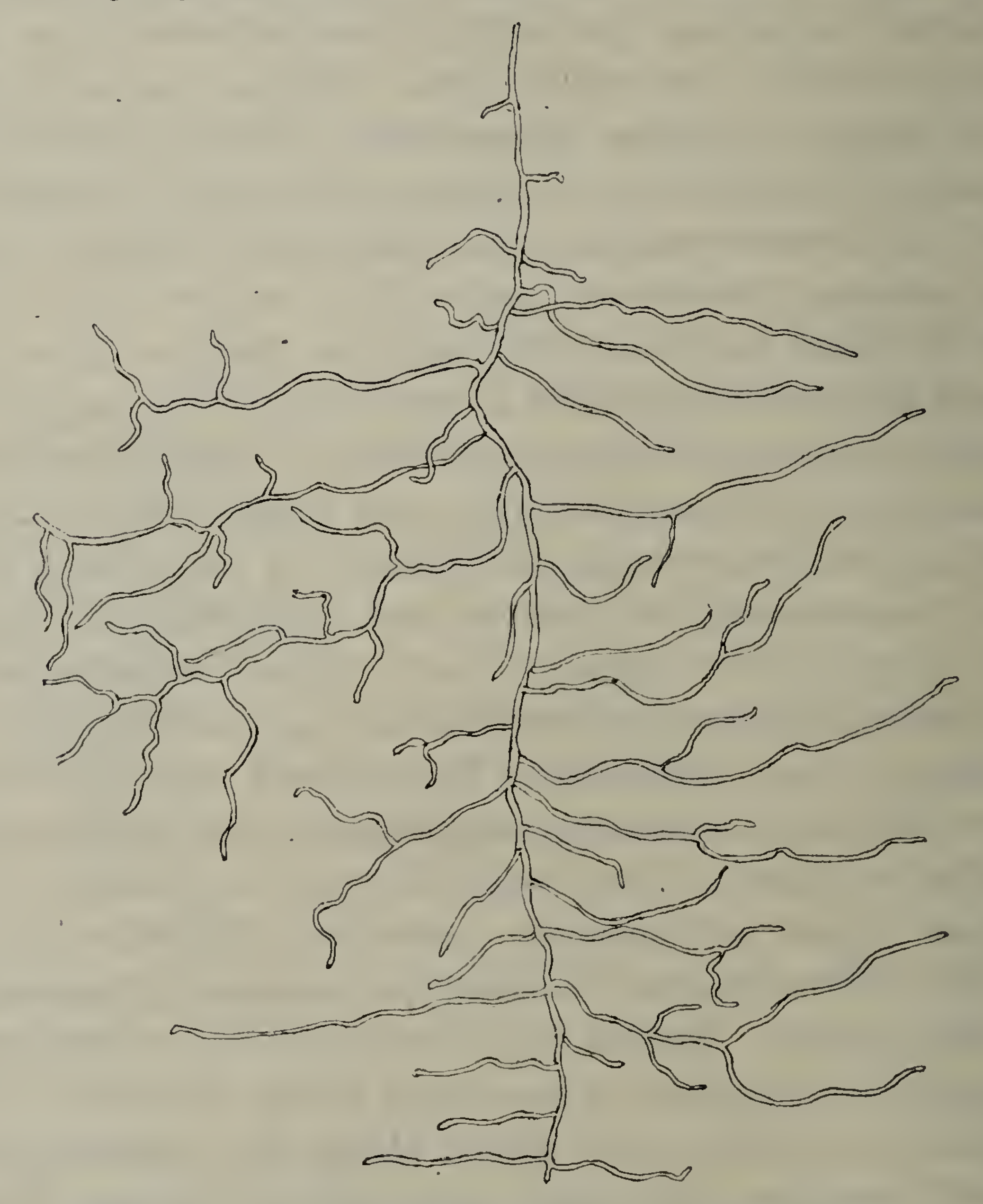


Fig. 2. Aus dem Wurzelsystem von Coffea liberica.

oder mehrere ausgeprägte Pfahlwurzeln, die eine Länge von mehreren Fufs erreichen können. Die Gesamtlänge des Wurzelsystems, wie sie sich durch Addieren der Längen der einzelnen Wurzelzweige ergab, betrug bei einer mittleren Pflanze meiner Versuchsbeete mindestens 15 m. Dabei ging die längste Wurzel 25 cm tief in den Boden hinein, bei seitlicher Ausbreitung des Systems über einen Kreis von etwa 10 cm Radius. Das Ganze beherrscht also ein Bodenvolum von etwa 7500 ccm. Die Ausnutzung dieses verhältnismäfsig geringen Bodenraumes geschieht durch eine grofse Anzahl relativ langer und wenig

verzweigter Saugwürzelchen, die an die letzten Auszweigungen des Wurzelsystems der Esche erinnern (Fig. 2). Ihrer relativen Dicke wegen sind sie nicht imstande, sich zwischen die kleinsten Bodenpartikelchen einzudrängen und sie ihrer letzten Wasserhüllen zu berauben, wohl aber vermögen sie gröfsere Feuchtigkeitsmengen rasch aufzunehmen, worin ein vielfach unterbrochenes Kleid von kurzen, geraden Wurzelhaaren sie unterstützt. Die natürlichen Bedingungen,

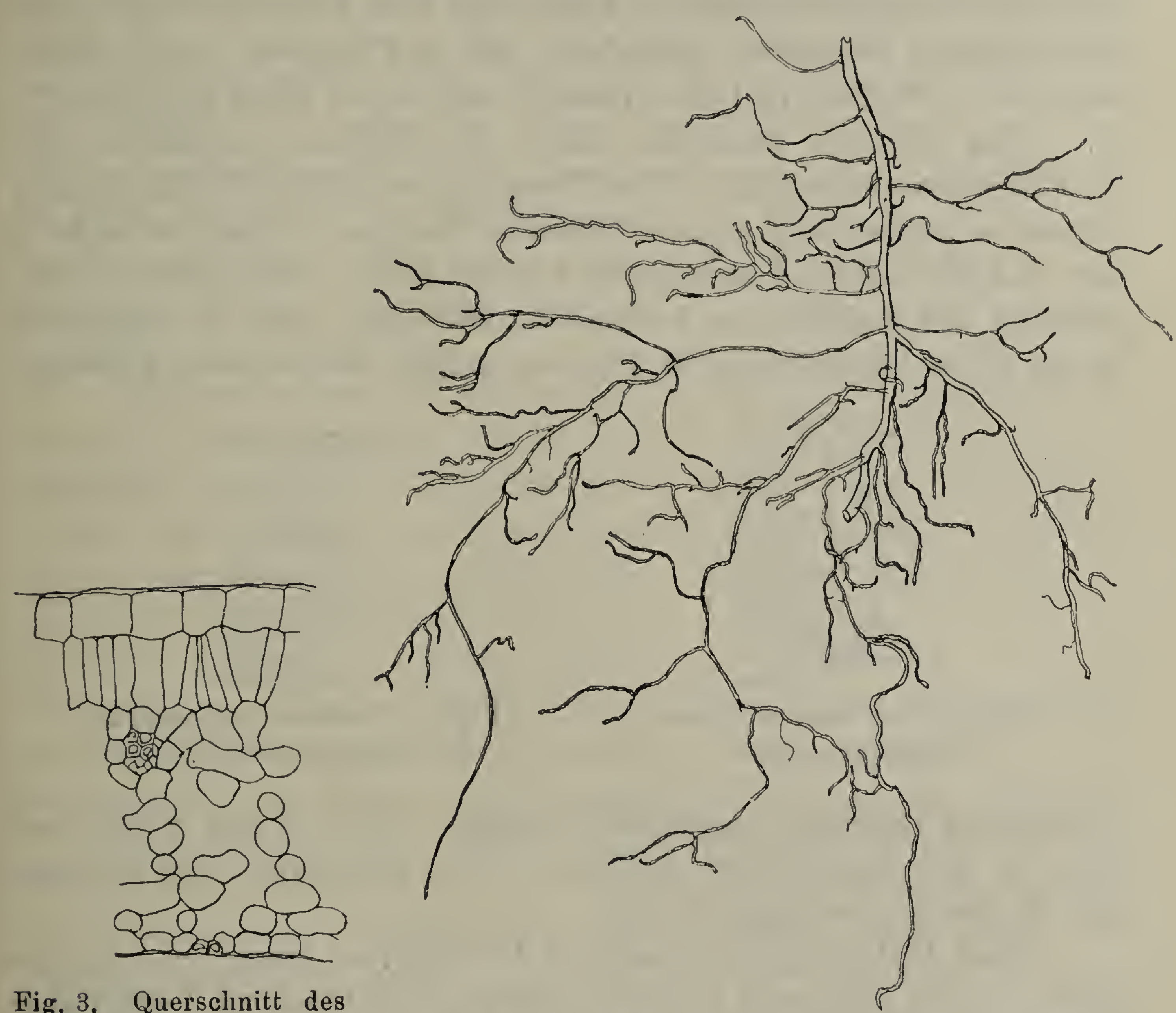


Fig. 3. Querschnitt des Blattes von Coffea liberica.

Fig. 4. Aus dem Wurzelsystem von Cinchona.

unter denen Coffea liberica gedeiht, stimmen mit dieser Annahme einer mehr extensiven Tätigkeit ihres Wurzelsystems überein: die Pflanze bedarf einer ziemlich hohen Wasserzufuhr und ist gegen direkte Besonnung und länger andauernde trockene Winde empfindlich, zumal ihre Blätter zwar immergrün und lederartig sind, aber doch nur einen sehr gemäfsigt xerophilen Bau besitzen. Zu dem Wurzelsystem, dessen Mafs ich oben mitgeteilt habe, gehörten Blätter von einer Gesamtoberfläche von etwa 200 qcm. Ihre oberseitigen Epidermis-

zellen sind auffallend grofs und geeignet, als Wasserspeicher zu funktionieren, haben aber ebenso wie die kleineren Epidermiszellen der Blattunterseite nur mäfsig verdickte Aufsenwände. Die Lufträume im Innern der Blätter zeigen eine mittlere Entwicklung. Die zahlreichen Spaltöffnungen besitzen keinen anderen Schutz als die so verbreiteten, den Vorhof begrenzenden kleinen Kutikularleisten. Dafs die Pflanze bei gegebener Gelegenheit kräftig transpirieren und gröfsere Mineralstoffmengen aufnehmen kann, darf man wohl aus dem hohen Aschengehalt der Blätter schliefsen, der in Prozenten der Trockensubstanz 9,775 (Beet I), 10,619 (Beet II) und 10,501 (Beet III) betrug[1]).

Von anderen Rubiaceen habe ich Cinchona succirubra und C. Ledgeriana untersucht. Die Wurzelsysteme dieser beiden Spezies haben im grofsen und ganzen denselben Habitus wie das des Kaffees, nur sind die letzten Auszweigungen etwas feiner. Ihre nähere Untersuchung bot deshalb ein besonderes Interesse, weil die genannten Arten grofse Unterschiede im Blattbau zeigen und in einer wichtigen

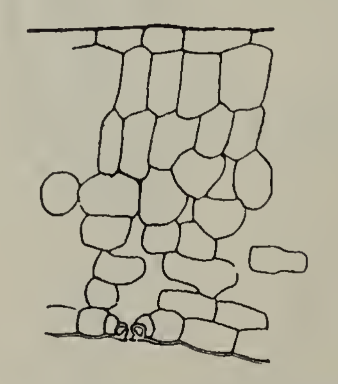


Fig. 5. Cinchona succirubra. Blattquerschnitt.

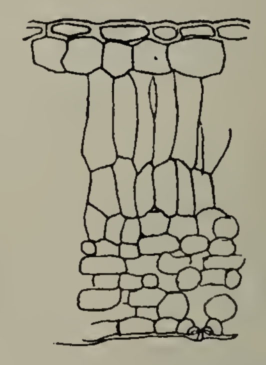


Fig. 6. Cinchona Ledgeriana. Blattquerschnitt.

praktischen Beziehung zueinander stehen. Beide Arten werden auf Java in den Bergwäldern kultiviert und zwar sowohl von Privaten wie in den Regierungsplantagen.

Nach Mitteilung des Vorstehers der letzteren, Herrn van Leersum, ist die Erfahrung gemacht worden, dafs Cinchona Ledgeriana-Sämlinge nicht mehrmals hintereinander auf demselben Boden sich anpflanzen lassen, dafs aber Pfröpflinge von Cinchona Ledgeriana auf dem Wurzelstock von C. succirubra auch ein zweites und drittes Mal auf demselben Boden gut gedeihen. In der Vermutung, dies rühre daher, dafs C. succirubra ein leistungsfähigeres Wurzelsystem besitze als C. Ledgeriana, liefs ich mir einige ein- und zweijährige Sämlinge der letzteren Spezies und ebenso alte Pfröpflinge senden.

1) Die betr. Analysen verdanke ich Herrn Professor Councler und dessen Assistenten Herrn Dr. Mayer in Hann. Münden.

Die Wurzelsysteme der Pröpflinge zeigten sich in der Tat weit stärker entwickelt als die der Ledgeriana-Samenpflanzen. Im Habitus der letzten Wurzelauszweigungen aber trat kein Unterschied hervor und auch der anatomische Befund war bei den Wurzeln beider Cinchona-Arten völlig gleich.

Dafür zeigten indessen ihre Blätter sehr interessante Verschiedenheiten. C. succirubra (Fig. 5) hat ein grofses breites Blatt mit dünnwandigen Epidermen und ungeschützten Spaltöffnungen, während das Blatt der C. Ledgeriana (Fig. 6) schmäler ist und ziemlich dicke Epidermisaufsenwände, oberseits sogar ein hypodermales Wassergewebe besitzt. C. succirubra wird danach in derselben Zeit mehr Wasser verbrauchen als C. Ledgeriana, zumal sie auch raschwüchsiger ist als diese letztere. Ihr Wurzelsystem ist auf eine höhere Arbeitsleistung eingerichtet, die bei dem Pfröpfling der Ledgeriana zugute kommt.



Fig. 7. Coffea liberica. Wurzelquerschnitt.

Weitere untersuchte holzige Rubiaceen waren Nauclea obtusa und lanceolata aus dem Urwald von Tjibodas, eine Gardenia aus dem Buitenzorger Garten, ferner Cephalanthus occidentalis und eine Maclura aus dem Mündener Garten. Nauclea besafs dünnere und reicher verzweigte Würzelchen als Coffea; die übrigen Arten aber schlossen sich im Habitus der Wurzelverzweigung ganz an Coffea an.

Auffallenderweise nähern sich meine Versuchspflanzen aus Tjikeumeuh mit Ausnahme von Castilloa elastica und Eugenia aromatica allesamt dem Coffea-Typus. Sie besitzen alle relativ dicke und wenig verzweigte Wurzeln, die zum Teile noch weit mehr als die von Coffea auf extensive Wasserwirtschaft angewiesen sind. Dies überrascht umsomehr, als unter den Laubbäumen unseres Klimas die Esche mit ihrem Extensivsystem ziemlich vereinzelt dasteht. Nur die Walnufs hat ähnlich dicke und wenig verzweigte Saugwurzeln. Man kann es verstehen, dafs dieser Typus in dem feuchten Klima, dem alle meine Kulturpflanzen entstammten, weiter verbreitet ist. Zu beachten ist aber auch, dafs unsere Waldbäume nur wenigen Familien angehören. Eine der tropischen ähnliche Mannigfaltigkeit der Gehölzflora würde auch bei uns mehr Beispiele von extensiven Wurzelsystemen liefern können.

Bei Coffea (Fig. 7) besteht die Wurzelepidermis aus mäfsig grofsen Zellen, die hie und da zu büschelig gestellten Haaren auswachsen. Ihre äufseren Tangentialwände sind nur wenig dicker als die übrigen Wandteile und geben wie diese die Holzreaktionen mit salzsaurem Phloroglucin und schwefelsaurem Anilin. Nach Vorbehandlung mit Eau de Javelle färbt Chlorzinkjod sie blau mit Ausnahme der auf der Wurzeloberfläche senkrechten Wände. Diese sind demnach schwach verkorkt, die übrigen Membranen aber nur verholzt, so dafs sie rasch und leicht sich ihnen darbietendes Wasser aufzunehmen vermögen. Unter der Epidermis findet sich eine einschichtige Zelllage, die aus zweierlei Formelementen besteht: In der Längsrichtung der Wurzel gestreckte und dazwischengestreute kurze Zellen von fast würfelförmiger Gestalt. Bei beiden sind die äufseren Wände und die Seitenwände verkorkt; nur in den kurzen Zellen aber ist eine Membranverdickung vorhanden, die der äufseren Tangentialwand anliegt und aus einer dicken Platte aus verholzter Zellulose besteht. Die tangentialen Innenwände dieser Zellen sind nicht verkorkt, so dafs eine ungehinderte Kommunikation zwischen ihnen und den weiter innen gelegenen Schichten der Wurzelrinde statthaben kann. Will man die von Krömer (Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der angiospermen Wurzel. Bibliotheca botanica 59, 1903) angewandte Nomenklatur gebrauchen, so hätte man die beschriebene hypodermale Zellschicht als Kurzzelleninterkutis zu bezeichnen. Man darf annehmen, dafs die Kurzzellen der geringeren Verkorkung wegen leichter für Wasser und die Bodennährstoffe passierbar sind als die übrigen Hypodermzellen und ihres Protoplasmagehaltes wegen auch andere osmotische Eigenschaften besitzen. Sie vermögen eine andere Auswahl zu treffen unter den ihnen sich bietenden gelösten Stoffen und sondern wohl auch selbst Stoffe nach aufsen ab. Für diese letztere Tätigkeit spricht der Umstand, dafs die Pilzhyphen, welche im Innern der Kaffeewurzel als endotrophe Mykorrhizabildner sich ansiedeln, in chemotropischer Reaktion gerade die Kurzzellen als Eingangspforte zu benutzen pflegen, was schon Janse gesehen hat. Die Hypothese Artur Meyers, wonach die Interkutisbildungen dazu bestimmt sind, den Austritt von Nährstoffen aus dem Wurzelinnern nach aufsen zu erschweren (s. Krömer l. c.) wird durch die obigen Bemerkungen nicht berührt. Sie hat viel für sich, doch mufs ihre experimentelle Begründung abgewartet werden. Die an meinen in Alkohol konservierten Materialien oft zutage tretende Erscheinung, dafs die hypodermalen Zellschichten anders gefärbt waren und also andere Stoffe

enthielten als die übrigen Wurzelrindenzellen, weist übrigens darauf hin, dafs bei einer Beurteilung jener Bildungen auch ihre eventuelle Schutzfunktion den kleinen Tieren des Bodens gegenüber in Betracht zu ziehen ist. Jene meist bräunlichen Färbungen rühren wahrscheinlich von Oxydationsprodukten von Gerbstoffen her, deren Schutzfunktion durch Stahl nachgewiesen ist. An Anguillulen und anderen kleinen Schädlingen fehlt es im Boden nicht.

Die inneren Rindenzellen der Kaffeewurzel sind durch gröfsere oft viereckige Intercellularräume von einander getrennt, die den äufseren Schichten fehlen. Einige der an die Endodermis angrenzenden Zellen führen sandiges Calciumoxalat, was für viele Rubiaceen-Gattungen charakteristisch ist (Solereder, System. Anat. d. Dikotyledonen, 1899). Die Endodermiszellen sind dünnwandig und besitzen den Caspari'schen Punkt. Einige Zentimeter weit hinter der Wurzelspitze wird die primäre Wurzelrinde abgeworfen, wobei ihre mittleren Schichten eine Zusammendrückung erfahren.

Der anatomische Bau der Cinchona-Wurzel stimmt im allgemeinen mit dem oben beschriebenen überein, doch besteht die hypodermale Schicht aus lauter gleichartigen Zellen mit verkorkten Wänden (Endoderm-Interkutis Krömers). Kurzzelleninterkuten haben nach Krömer unter den Rubiaceen auch Coffea arabica und Psychotria emetica, nach meinen Beobachtungen Cephalanthus occidentalis und Nauclea obtusa und lanceolata. Die beiden letztgenannten Arten sind indessen noch näherer Untersuchung bedürftig.

Denselben habituellen Wurzeltypus wie bei Coffea und anderen Rubiaceen trifft man bei den verwandten Caprifoliaceen (Lonicera-Arten des Mündener Gartens). Die Ähnlichkeit der Coffeawurzel mit der der Esche wurde schon erwähnt. Diese Ähnlichkeit erstreckt sich auch auf andere Oleaceen, wie Syringa vulgaris und Ligustrum vulgare, welche Pflanzen sich im Habitus der letzten Wurzelauszweigungen aufserordentlich gleichen, obwohl ihre oberirdischen Teile so sehr verschieden sind. Auch der innere Bau ihrer Wurzeln stimmt nahe überein. Sie besitzen wie die Esche unter der Epidermis ein einschichtiges verkorktes, dünnwandiges Hypoderma (Endoderminterkutis) und eine dünnwandige Endodermis, ähneln also auch anatomisch manchen Rubiaceenwurzeln. Über der Interkutis fiel bei Syringa und Ligustrum eine durch abweichende Inhaltsbeschaffenheit ausgezeichnete Zellschicht auf, die vielleicht eine besondere Schutzschicht gegen Tiere darstellt.

Noch ausgeprägter als bei Rubiaceen und Oleaceen erscheint

der Extensivtypus im Wurzelsystem der Lauraceen und der Meliaceen. Zu den ersteren gehört unter meinen Versuchspflanzen

2. Cinnamomum zeylanicum.

Die $4^1/_2$ Monate alten Sämlinge waren die kleinsten von allen meinen Kulturpflanzen und besafsen auch das kleinste Wurzelsystem nebst dem geringsten Aschengehalt. Die oberirdischen Teile zeigten sich auf allen drei Beeten gleich gut entwickelt. Ihre mittlere Höhe betrug auf dem kalkfreien Beet 16,5 cm, auf dem kalkreichen Beet

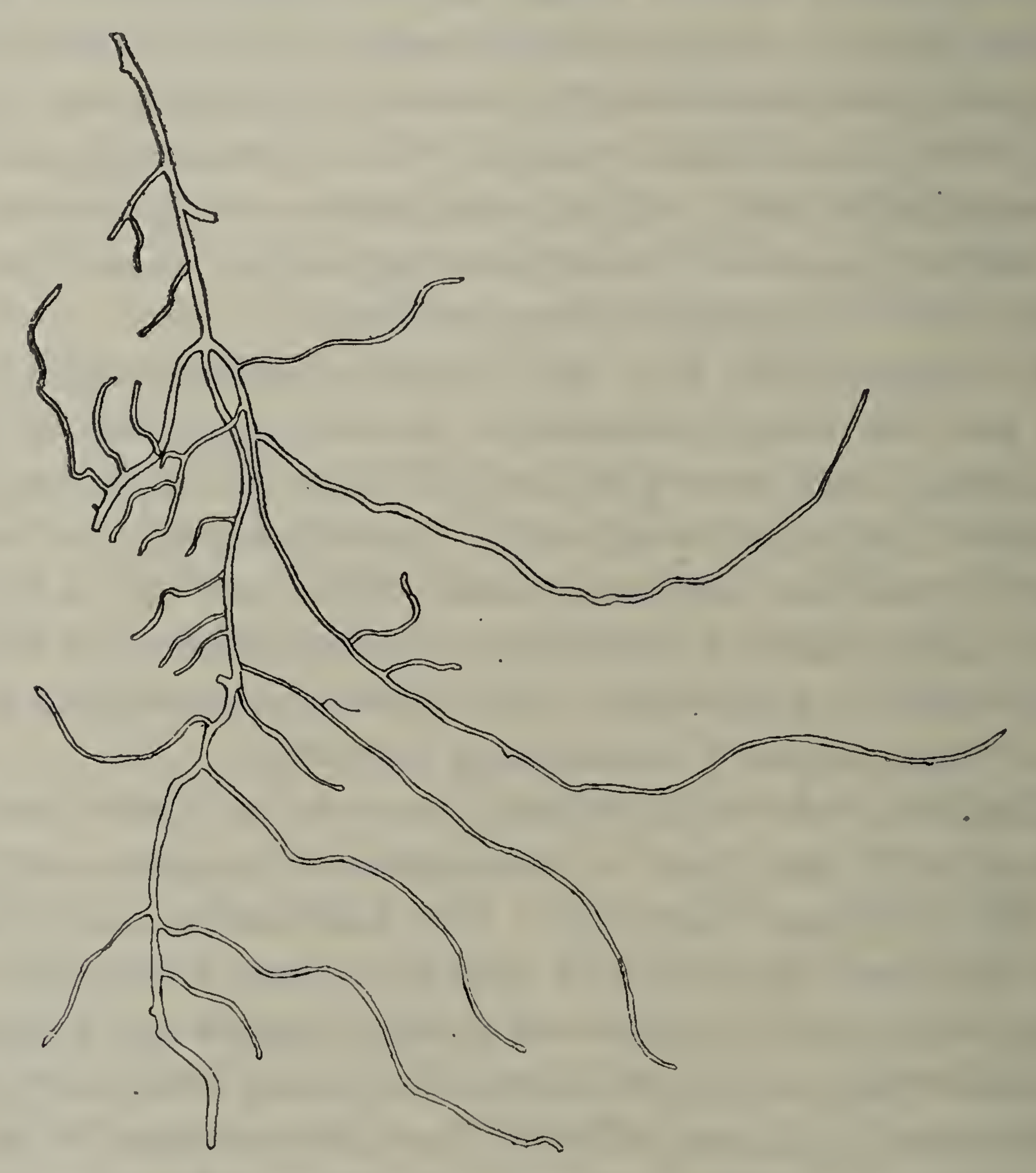


Fig. 8. Aus dem Wurzelsystem von Cinnamomum zeylanicum.

14 cm. Auffallend waren die Unterschiede in der Wurzellänge; die mittlere Länge der Hauptwurzel erreichte auf dem kalkfreien Beet 18,4 cm, also nur 2 cm mehr als die oberirdischen Teile; auf dem kalkreichen Beete aber war die mittlere Wurzellänge 24 cm, also 10 cm mehr als die der oberirdischen Sprosse; eine Erklärung für diese Differenz vermag ich nicht zu geben.

Der Habitus des Wurzelsystems ist aus Fig. 8 und der Tafel I zu ersehen. Es besteht aus wenigen etwa gleichstarken Hauptzweigen

von etwa $^1/_3$ bis $^1/_2$ mm Dicke, die sich nur sehr spärlich weiterverzweigen. Auf einen jeden Kubikzentimeter Bodenraum kommen noch weit weniger aufnehmende Wurzelspitzen als bei Esche und Kaffee, und von einer intensiven Bodenausnutzung (in unserem Sinne) wird kaum die Rede sein können, zumal wenn, wie an meinen Exemplaren, Wurzelhaare nicht entwickelt werden. Die Gesamtlänge des ganzen Wurzelsystems einer mittelgrofsen $4^1/_2$ Monate alten Pflanze betrug nur ca. 75 cm.

Man kann a priori sagen, dafs ein solches Wurzelsystem nur einer Pflanze angehören kann, welche entweder an einen stets feuchten Standort gebunden ist oder Schutzmittel gegen Transpiration besitzt. Das letztere ist der Fall. Die Blätter von Cinnamomum zeylanicum (Fig. 9) haben ausgeprägt xerophytischen Bau. Die Aufsen- und Seitenwände der beiderseitigen Epidermen sind mit starken unregel-

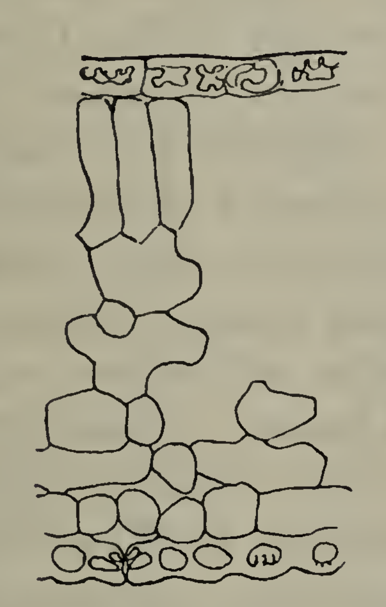


Fig. 9. Cinnamomum zeylanicum. Blattquerschnitt.



Fig. 10. Cinnamomum zeylanicum. Wurzelquerschnitt.

mäfsig in das Zellinnere vorspringenden Verdickungen versehen und stark cuticularisiert, die Schliefszellen der Spaltöffnungen eingesenkt und von starkwandigen Nebenzellen überwölbt. Endlich sind die Lufträume im Blatt verhältnismäfsig gering entwickelt. Der geringen Transpirationstätigkeit entspricht das langsame Wachstum und der geringe Aschengehalt. Der letztere betrug bei den Pflanzen meines kalkreichen Beetes 6,333 % der Trockensubstanz gegen 5,032 % bei dem nichtgekalkten und 5,7555 % bei dem schwachgekalkten Beet.

Die Oberhautzellen der Wurzel sind bis auf die tangentiale Aufsenwand verfolgt; diese letztere gibt mit Chlorzinkjod Cellulosereaktion. Nach innen folgen 1 bis 3 intercellularraumfreie Zellschichten, bei deren äufserster die Wände Holz- und Korkreaktion

ergeben bis auf die tangentiale Innenwand, die nicht immer verholzt ist. Die Endodermis ist nicht verholzt. Die zwischen Hypoderma (Endoderminterkutis s. Krömer l. c. pag. 32) und Endodermis gelegenen Rindenzellen sind abgerundet, unregelmäfsig angeordnet und von Intercellularen begleitet. Die übrigen untersuchten Lauraceenwurzeln stimmten mit der Cinnamomumwurzel im Vorhandensein der dünnwandigen hypodermalen Schicht überein, die sich, wo darauf geprüft wurde, als verkorkt erwies. Überall war ferner die Endodermis dünnwandig und sehr verbreitet das Vorkommen kleiner Sclerenchymzellgruppen oder auch einzelner sclerenchymatischer Elemente in der primären Rinde in der Nähe der Endodermis.

Von anderen Lauraceen wurden untersucht Machilus rimosa, Alseodaphne excelsa, Beilschmiedia Roxburghii, Kryptocarpa tomentosa, Cylicodaphne Noronhiana, Eusideroxylon Zwageri, Litsea cassiaefolia und polita, Persea gratissima, Phoebe attenuata und Polyadenia salicifolia, Tetranthera mappacea, pantjara und mollis, Cinnamomum nitidum und sintok. Alle diese Arten besitzen dieselben verhältnismäfsig dicken und wenig verzweigten Wurzeln wie Cinnamomum zeylanicum, so dafs wir auch hier darin einen Familiencharakter zu sehen haben. Alle die genannten Arten gehören den stets feuchten tropischen Bergwäldern an. Die Lauraceen anderer Klimate besitzen denselben Wurzeltypus, wie ich an Sassafras officinarum und Lindera hypoleuca im Mündener Garten feststellen konnte. Diese beiden Arten werfen die Blätter ab, so dafs auch hier der Blattbau veränderlicher erscheint als der Wurzeltypus. Anatomisch zeigt die Wurzel des Sassafras eine relativ kleinzellige Epidermis mit ringsum verholzten Wänden, die an der Aufsenseite der Zellen etwas verdickt sind. Ihr folgt nach innen wie bei Cinnamomum ein Hypoderma mit verholzten Aufsen- und Seitenwänden. Bei Lindera fehlt die Verholzung.

3. Swietenia Mahagoni.

Die Versuchspflanzen gediehen alle gut, am besten die in dem nicht mit Kalk gedüngten Beete, woraus zu schliefsen ist, dafs der Kalkbedarf des Mahagonibaumes gering sei. Die Länge des oberirdischen Teiles übertraf die Tiefe, bis zu der das Wurzelsystem hinabsteigt, sie betrug im Durchschnitt aus sechs Pflanzen 35 cm, die Wurzellänge 28 cm. Das Wurzelsystem (Fig. 11 und Tafel I) zeigt eine senkrecht absteigende Pfahlwurzel mit schwächeren, aber nicht viel kürzeren Seitenzweigen erster Ordnung, die nur wenige immer noch ziemlich dicke Auszweigungen entwickelten. Es liegt somit ein aus-

gesprochenes Extensivsystem vor, dessen Leistungsfähigkeit indessen durch kurze Wurzelhaare gesteigert wird. Die letzten Auszweigungen des Systems erinnern etwas an die Wurzeln unserer Ahornarten, mit denen sie auch das Auftreten gelegentlicher, aber weniger deutlicher Einschnürungen gemein haben.

Die Swieteniablätter haben hygrophilen Bau. Die beiderseitigen Epidermen sind nicht besonders grofszellig und besitzen unverdickte Aufsenwände. Das Blattinnere führt ziemlich grofse Lufträume und die Spaltöffnungen sind ungeschützt; sie entbehren sogar des Vorhofverschlusses. Was Gamble (A Manual of Indian timber II. Aufl. 1902 pag. 154) über die Standortsbedürfnisse des Baumes mitteilt, entspricht dem, was man nach den Eigenschaften des Wurzelsystems

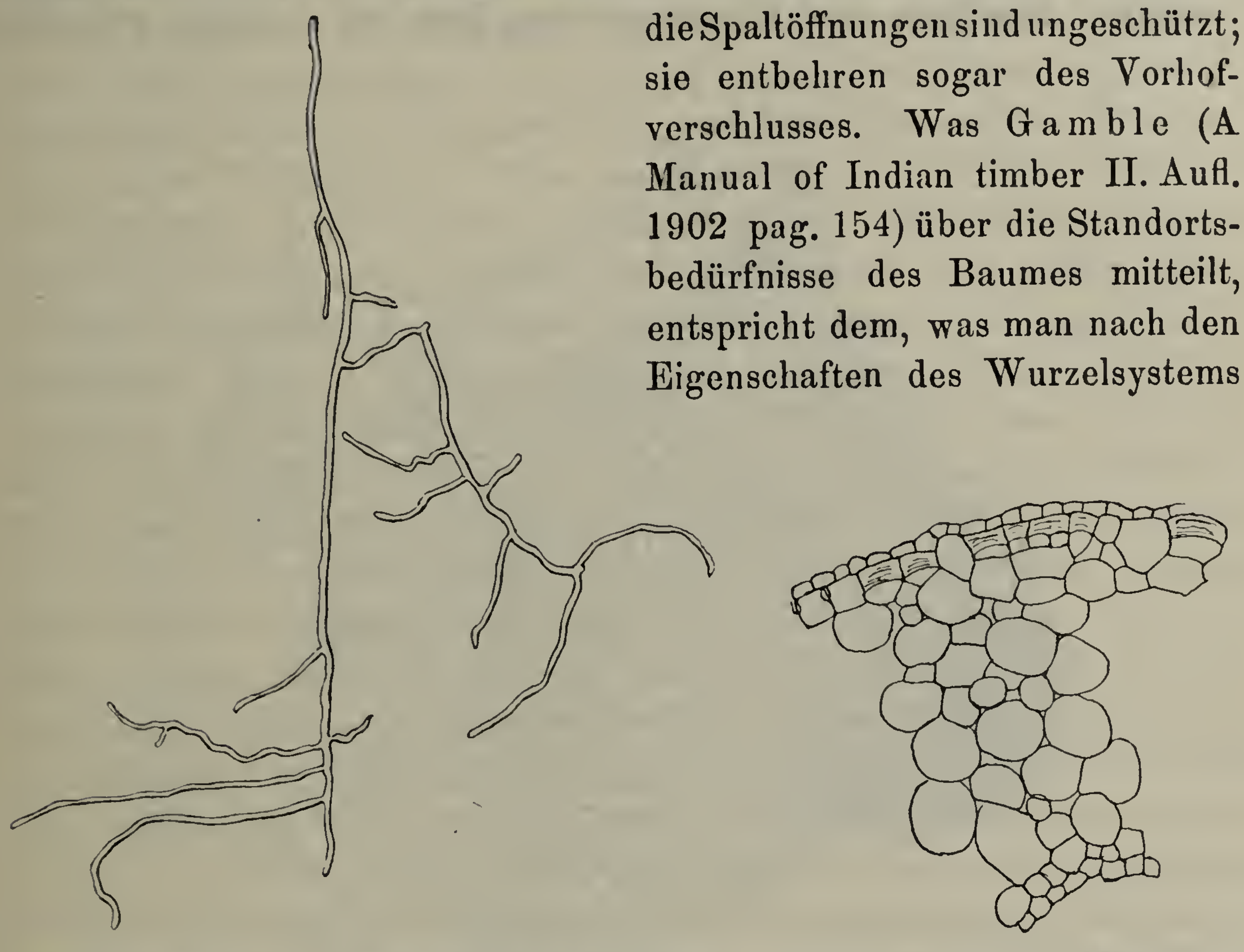


Fig. 11. Aus dem Wurzelsystem von Swietenia Mahagoni.

Fig. 12. Swietenia Mahagoni. Wurzelquerschnitt.

und der Blätter erwartet. Er wächst in Englisch-Ostindien am besten in der Nähe des Meeres in einem gleichmäfsig feuchten Klima und gedeiht nicht in armem Boden. Mit der Entfernung vom Meer und dem Trocknerwerden des Klimas verlangsamt sich sein Wuchs. Nach Koorders und Valeton (Bijdragen tot de Kennis der Boomsoorten van Java No. 3 pag. 5) ist Swietenia auf Java immergrün und selbst auf dürrem Boden im trockenen Ostmousson noch in vollem Blattkleid. Vielleicht tritt hier im Notfall ein Schliefsen der Spaltöffnungen, wie es Stahl bei Zitterpappel und Weifserle beobachtet hat, transpirationshemmend ein. Jedenfalls weist der geringe Aschengehalt,

Beet ohne Kalk 6,891 %, Beet mit wenig Kalk 7,205 %, Beet mit viel Kalk 6,563 %, wenigstens bei meinen Versuchspflanzen auf eine nur mäfsige Transpirationstätigkeit hin.

Die Wurzel hat eine ziemlich dünnwandige, kleinzellige Epidermis, die bald verschwindet. Darunter liegt ein einschichtiges Hypoderma, dessen Zellwände entweder keine Verdickungen zeigen, oder auf den zur Oberfläche senkrechten Wänden einen Verdickungsring oder endlich eine starke Verdickung ihrer tangentialen Aufsenwände. Sämtliche drei Membranformen kann man an ein und dem-

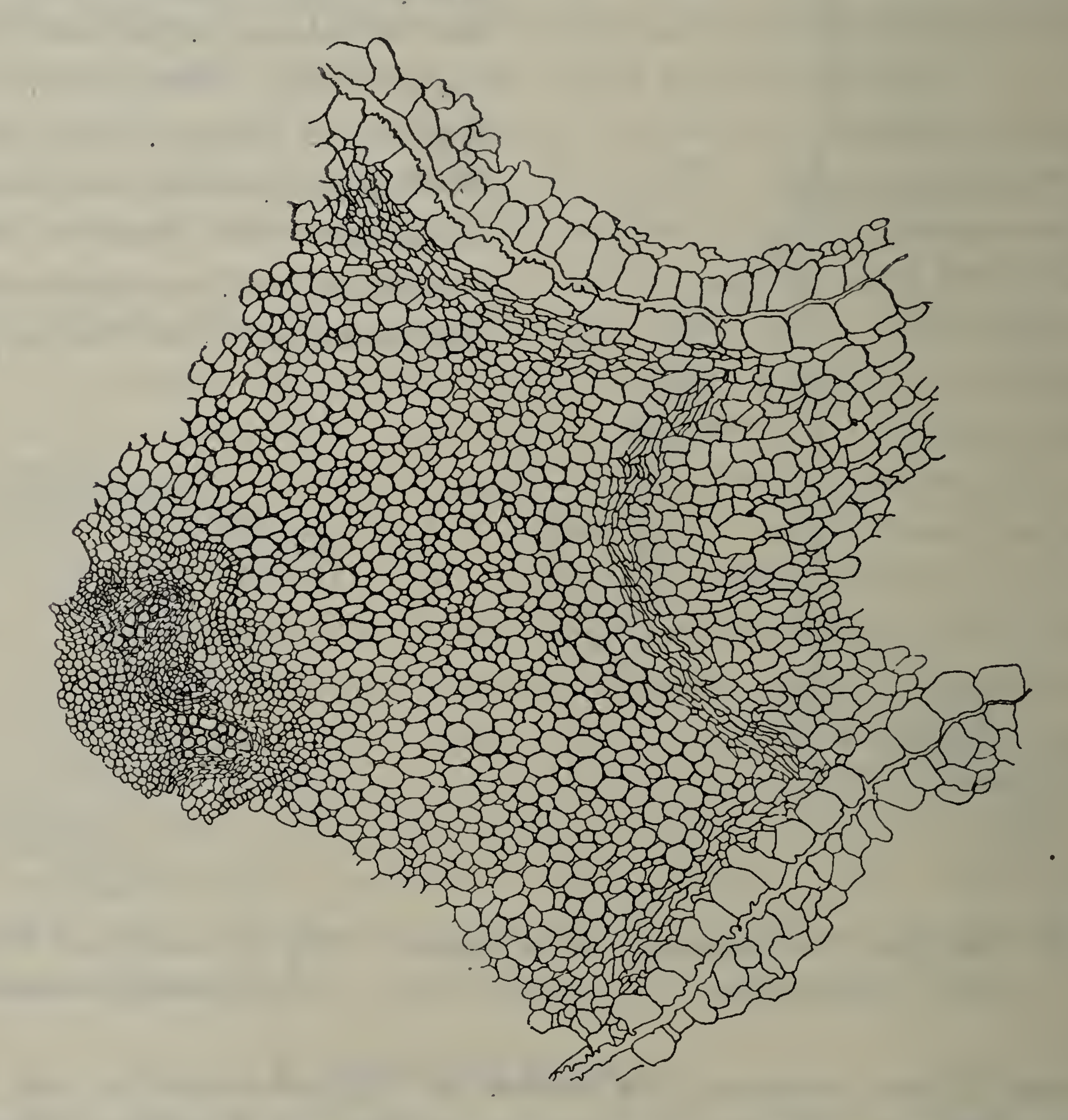


Fig. 13. Dysoxylon alliaceum. Wurzelquerschnitt. Rechts eine Lenticelle.

selben Wurzelquerschnitt finden. Die Verdickungsschichten bestehen aus Cellulose, die dazu gehörigen primären Membranen aber sind schwach verholzt und verkorkt. Die Endodermiszellen sind dünnwandig, das Rindenparenchym besitzt unregelmäfsige Zellanordnung und ist mit Ausnahme der gerade verlaufenden langen Triebwurzeln, denen auch die interkutalen Verdickungsschichten fehlen, endotroph verpilzt.

An Swietenia schliefsen sich die übrigen von mir untersuchten Meliaceen an. Fast alle haben relativ dicke, wenig verzweigte Wurzeln und sind somit auf eine extensive Wasserwirtschaft angewiesen.

Die extremsten Fälle von Dicke und spärlicher Verzweigung der äufsersten Würzelchen fand ich bei Arten der Meliaceen-Gattungen Aglaia und Dysoxylon. Die letzten Auszweigungen der Wurzeln von Dysoxylon excelsum erreichen eine Dicke von 1,5—2 mm und sind somit, da auch Wurzelhaare fehlen, jedenfalls nur zu extensiver Arbeit geeignet. Die Wurzeln von Dysoxylon alliaceum (Taf. IV) waren noch etwas dicker, bis zu 2,5 und 3 mm. Diese besonders auffallende Dicke beruht namentlich auf besonders starker Entwicklung ihrer Wurzelrinde. Diese letztere (Fig. 13) besitzt mehr als 20 Schichten unregelmäfsig angeordneter, von vielen Intercellularen durchzogener Parenchymzellen, an welche nach innen eine dünnwandige Endodermis anschliefst. Nach aufsen geht das lückige Rindenparenchym über in einige lückenlos aneinander schliefsende Zellschichten, die aber auch noch dünne Zellulosewände haben, und dann folgt eine Schicht mit stark verdickten, unregelmäfsig warzig in das Zellinnere hineinragenden Aufsenwänden. Diese Aufsenwände und ebenso die Seitenwände der betreffenden Zellen sind verholzt und dieselbe Reaktion zeigen auch die Aufsenwände der 2—3 verdickungslosen Zellschichten, welche noch aufserhalb jener die Wurzeloberfläche bedecken; ihre Seitenwände geben Cellulosereaktionen. Die Mäule'sche Holzreaktion (Fünfstücks Beiträge z. w. Bot. IV 1900 pag. 166) ergibt nur in der äufsersten Schicht der verdickten Aufsenwände eine Färbung. Diese ist also auch hier chemisch verschieden von der Verdickungsmasse, der nur die Phloroglucinreaktion zukommt. Verdickung der tangentialen Aufsenwand hypodermaler Zellen findet sich auch bei anderen Meliaceen (Cedrela, Swietenia). Bei Aglaia scheint sie durch Bedeckung der Wurzeloberfläche mit desorganisierten Zellen ersetzt (s. u.).

Sehr auffallend ist an den Wurzeln von Dysoxylon alliaceum das Auftreten von Lenticellen. Sie erscheinen als einige Millimeter lange und etwa 1 mm breite Spalten der Wurzeloberhaut, aus welchen ein von den äufsersten Lagen des Rindenparenchyms ausgebildetes Füllgewebe hervortritt. Das Vorkommen erinnert an die von Jost an verschiedenen Palmwurzeln beobachteten Pneumathoden (Bot. Ztg. 1887).

Die Blätter einer untersuchten Dysoxylon-Art sind zwar etwas lederartig, besitzen aber sonst hygrophilen Bau. Ihre Epidermiszellen

sind ziemlich dünnwandig, das Blattinnere enthält reichlich Lufträume und die Spaltöffnungen besitzen keinerlei Schutzvorrichtungen. Die Dysoxylon-Arten sind denn auch auf ein besonders feuchtes Klima angewiesen. Nach Koorders und Valeton (l. c.) findet sich Dysoxylon alliaceum und andere Arten auf Java nur auf konstant feuchtem, fruchtbaren Boden in den immergrünen schattenreichen Bergwäldern.

Die Gattung Aglaia hat etwas dünnere Wurzeln, die aber immer noch ungefähr den Durchmesser von 1 mm erreichen. Die untersuchte Spezies war A. mucronulata, ein immergrüner Baum, der in Ost- und Mitteljava in einer Meereshöhe von 0—300 m wächst und im Gegensatz zu den Dysoxylon-Arten nicht in den stets feuchten schattigen Wäldern vorkommt. Die Wurzeln dieser Art verlaufen in ihren Endteilen vielfach ganz gerade und haben dadurch etwas Starres. Alle Membranen ihres Querschnitts geben Zellulosereaktion. Die Oberfläche der Wurzel bedeckt eine ziemlich homogene dunkelrotbraune Masse, ein Desorganisationsprodukt ihrer äufsersten Zellen. Darunter lag eine Schicht ziemlich grofser dünnwandiger Zellen, die sich an meinem Alkoholmaterial durch schwach rotbraune Färbung, ihre Inhalte von den übrigen Wurzelrindenzellen unterschieden. Über den Blattbau von A. mucronulata ist mir nichts bekannt; man darf vermuten, dafs derselbe weniger hygrophil ist als der von Dysoxylon, weil Mittel- und Ostjava periodische Trockenzeiten besitzen. Von anderen Meliaceen wurden Lansium domesticum und Cedrela Toona und febrifuga untersucht. Die erstere Art schliefst sich an Dysoxylon und Aglaia an, während die Cedrela-Wurzeln wesentlich dünner sind und sich den Intensivsystemen nähern.

Eine weitere Familie, bei deren Vertretern die Dicke und die spärliche Verzweigung der äufsersten Würzelchen auffällt, sind die Magnoliaceen, von welchen ich Michelia champaca und montana, Talauma mutabile, Manglietia glauca und die im Mündener Garten kultivierte Magnolia acuminata untersuchte. Die vier erstgenannten gehören auf Java dem stets feuchten, fruchtbaren Boden der immergrünen Urwälder an. Bei der anatomischen Untersuchung von Michelia, Manglietia, Liriodendron und Magnolia fand sich die gesamte Wurzelrinde dünnwandig. Nur bei Michelia können die Innenwände der Hypodermzellen schwache Verdickungen zeigen. Die bei Magnolia und Manglietia ausgeführten chemischen Reaktionen ergaben das Vorhandensein eines ein- oder zweischichtigen schwach verholzten und verkorkten Hypoderms (Endoderminterkutis).

Andere Beispiele des Meliaceentypus boten die Sapotaceen. Namentlich Palaquium Gutta, borneense und Treubii zeichneten sich

durch Dicke der Saugwurzeln aus, die aber doch hinter Dysoxylon zurückblieb. Die Kautschukpflanze Payena Leerii verhielt sich ähnlich, während Achras Sapota und Chrysophyllum Cainito mehr an Cedrela sich anschliefsen. Bei den Palaquien fielen die dickwandigen Oberflächenzellen der Wurzeln auf, die bis zum Vegetationspunkt reichten, aber nicht überall die ganze Wurzeloberfläche einnahmen. Namentlich bei Payena war die dickwandige Zellschicht vielfach unterbrochen und es traten dickwandige, büschelig angeordnete Wurzelhaare auf.

Ferner schliefsen sich dem Meliaceentyp an die Cornaceen Marlea tomentosa var., M. rotundifolia, Mastixia dichotoma, Cornus mas und sanguinea; endlich Myristica fragrans.

Mastixia und Cornus besitzen ein grofszelliges, einschichtiges Hypoderm mit dünnen verholzten oder verkorkten Wänden.

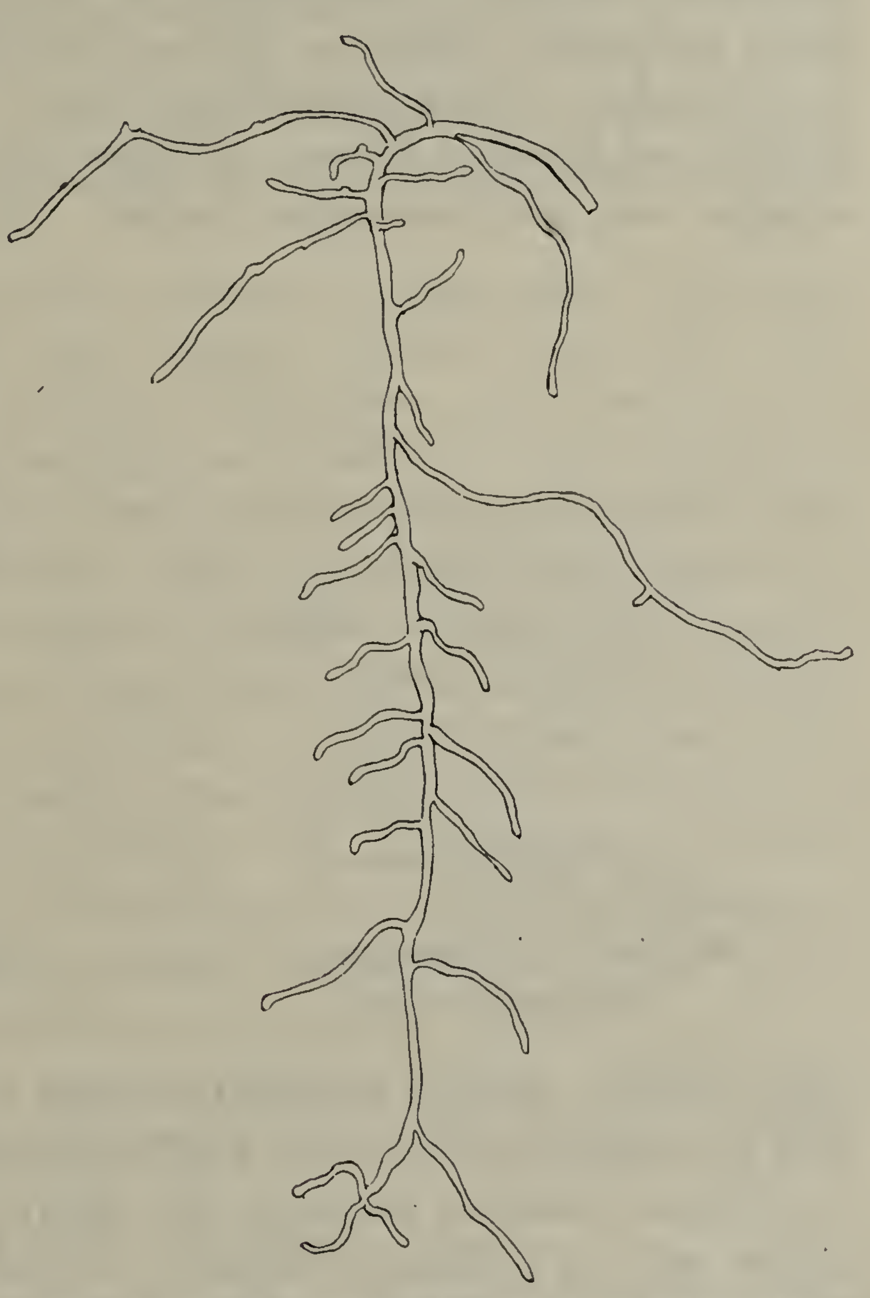


Fig. 14. Cola acuminata. Aus dem Wurzelsystem.

5. Cola acuminata.

Die Kalkdüngung erwies sich im grofsen und ganzen als einflufslos, indem alle Pflanzen auf den drei Beeten gleich gut gediehen, höchstens erschien auf dem kalkfreien Beet der Wuchs etwas gestaucht.

	Mittlere Wurzellänge	Mittlere Sprofshöhe
Kalkfreies Beet I	29 cm	20,7 cm
Wenig gekalktes Beet II	25 cm	—
Kalkreiches Beet III	29,3 cm	38,7 cm

Die Mittelzahlen sind für Beet I aus Messungen an sieben, für Beet II und III an sechs Pflanzen berechnet, auffallend ist die starke Wurzelentwicklung in dem kalkreichen Beet. Alle Pflanzen wiesen

lange Pfahlwurzeln auf mit langen wenig verzweigten Seitenwurzeln. Die Gesamtsumme der Wurzeln der $4^1/_2$ Monate alten Pflanze erreichte eine Länge von 95 cm. Schlagen wir dazu noch einen Meter für Verluste, so erscheint die Wurzelmasse immer noch sehr klein im Verhältnis zu der grofsen Blattfläche des Keimlings, die sich auf etwa 270 Quadratzentimeter berechnet. Alle Wurzeln sind dick ($^1/_3$—1 mm) und wenig geeignet zu „intensiver“ Arbeit. Die Blätter sind gemäfsigt xerophil, da sie ziemlich dickwandige grofse zu Wasserspeichern geeignete Epidermiszellen haben; die Spaltöffnungen besitzen aufser den bekannten kleinen Cuticularfortsätzen über dem Vorhof besondere Schutzeinrichtungen nicht. Die Pflanze bedarf eines heifsen und feuchten Klimas und liebt einen tiefgründigen, leicht tonhaltigen und gut trainierten Boden. Von der afrikanischen West-



Fig. 15. Cola acuminata.
Blattquerschnitt.

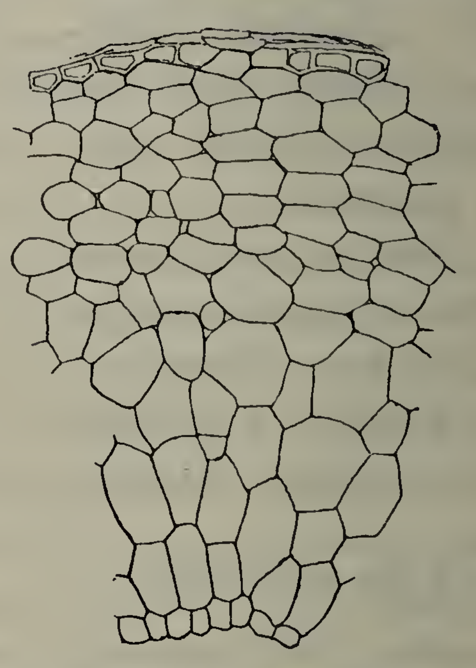


Fig. 16. Cola acuminata.
Wurzelquerschnitt.

küste zwischen dem 10.° nördlicher und 5.° südlicher Breite stammend, wird sie namentlich auf den Antillen kultiviert, wo sie in der Nähe des Meeres besonders zwischen 300—600 m Höhe gedeiht. Dies alles stimmt mit den Schlüssen überein, die sich aus dem Charakter ihres Wurzelsystems in Verbindung mit dem Blattbau ziehen lassen. Der Aschengehalt meiner Versuchspflanzen war ein mittlerer.

Kalkfreies Beet	7,840 %	der Trockensubstanz.
Wenig gekalktes Beet	8,328 %	
Reichlich gekalktes Beet	8,801 %	

Den Vegetationspunkt der Wurzel überkleidet eine mehrschichtige Haube von Zellen, die an meinem Alkoholmaterial eine tiefbraune Färbung zeigten und noch mehrere Zentimeter hinter dem Vegetations-

punkt eine dunkelbraune desorganisierte Deckschicht der Wurzel bildeten. Hierunter fanden sich Schichten mit teilweise stark verdickten, allseitig verholzten Wänden und tiefbraunem Inhalt und solche aus ebenfalls gebräunten, etwas gröfseren, dünnwandigen Zellen. In dem dann folgenden farblosen Rindenparenchym liefsen sich zwei mehrschichtige Zelllagen unterscheiden, eine äufsere in der Richtung der Tangente und eine innere in der Richtung des Wurzelradius gestreckter gröfserer Zellen. In der Endodermis zeigen nur einige vor den Siebteilen des tetrarchen Zentralstrangs gelegene Zellen Korkreaktion, während die Wände der anderen aus Cellulose bestehen. Beim Dickenwachstum wird zunächst die innere Parenchympartie zusammengeprefst und dann samt den nicht collabierenden äufseren Zelllagen abgeworfen.

Dem Wurzeltypus der Cola folgen im allgemeinen die übrigen untersuchten Sterculiaceen, doch zeigen mehrere eine etwas reichlichere Verzweigung und dünnere Würzelchen, ohne indessen den Charakter typischer Intensivsysteme zu erreichen. Auch Angehörige der verwandten Familien der Bombacaceen (Ceiba pentandra) und Tiliaceen (Elaeocarpus dentatus, stipularis, Acronodia, angustifolius, Sloanea Sigun) zeigten denselben Charakter. Unsere europäischen Linden allerdings weichen nach dem Intensivtypus hin ab. Ihr Wurzelsystem unterscheidet sich in den hier in Frage kommenden Merkmalen kaum von dem der Buche. Bei manchen Elaeocarpusarten fiel der frühe Verlust der primären Rinde auf, infolgedessen die letzten Enden der Verzweigungen des Wurzelsystems eigentümlich geschwollen erschienen. Die Sterculiacee Kleinhofia hospita ist in meinen Notizen unter die Pflanzen des Intensivtypus eingereiht. Leider fehlt mir das Material, um diese Angabe nochmals zu kontrollieren. Das Verhalten von Ceiba und Theobroma wird im folgenden etwas näher geschildert.

6. Ceiba pentandra.

Die Pflanzen aller drei Beete waren gut gediehen, doch zeigten sich die des etwas gekalkten Beetes am besten entwickelt.

	Länge d. oberird. Teils	Länge d. längsten Wurzel	Aschengehalt in $^0/_0$ d. Trockensubstanz
Ohne Kalk . .	20,1 cm	22,5 cm	10,245
Wenig Kalk . .	28,5 cm	30,1 cm	9,091
Viel Kalk . . .	22,4 cm	19,5 cm	9,219

Die Unterschiede im Aschengehalte sind unerheblich und wohl zufällig, das Übergewicht der etwas gekalkten Pflanzen über die

anderen ist aber zu erheblich, um übersehen werden zu können. Dem verhältnismäfsig hohen Aschengehalt der Pflanzen entspricht ihr rasches Wachstum und der Bau der Blätter (s. Fig. 17). Diese sind dünn, haben nur sehr wenig verdickte Epidermisaufsenwände und nicht besonders geschützte Spaltöffnungen. Sehr auffallend ist die Gröfse der oberseitigen Epidermiszellen. Man kann in Zweifel sein, ob sie als Wasserspeicher dienen oder vielleicht Schutzstoffe gegen Tierfrafs enthalten. In der kleinzelligeren Epidermis der Blattunterseite sind sternförmig angeordnete Raphidenzellen vorhanden. Eine andere Eigentümlichkeit derselben Blattseite sind Cuticularleisten, die in der Figur gut hervortreten.

Das Wurzelsystem meiner Kulturpflanzen zeigte mehrere untereinander gleichstarke $^1/_3$ bis $^1/_2$ mm und mehr dicke, sehr wenig ver-

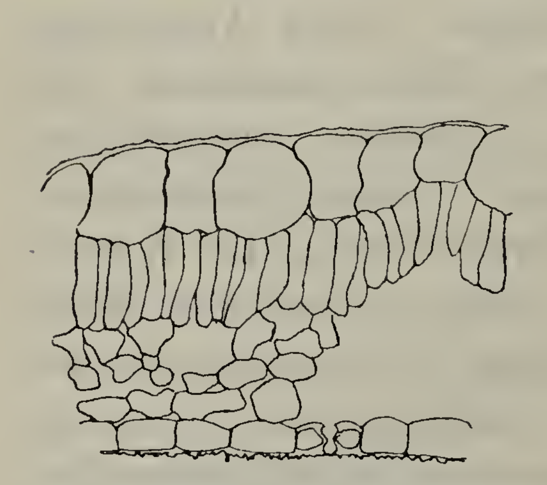


Fig. 17. Ceiba pentandra. Blattquerschnitt.

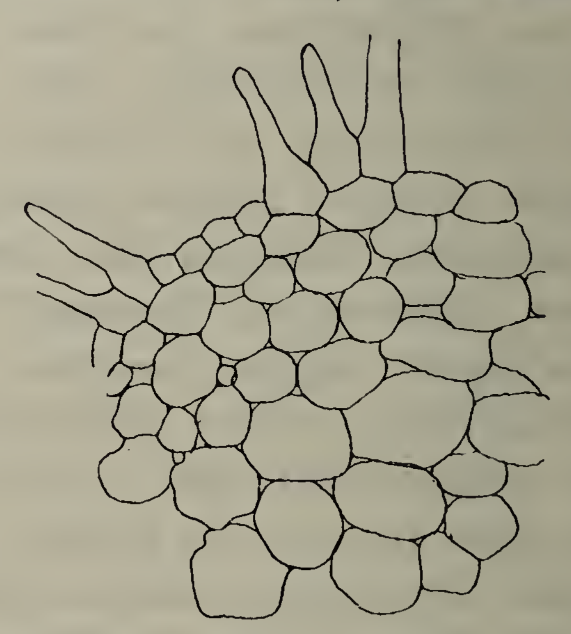


Fig. 18. Ceiba pentandra. Querschnitt durch das äufsere Drittel der Wurzelrinde.

zweigte Wurzeln, die teils horizontal in geringer Tiefe sich ausbreiteten, teils als Pfahlwurzel tiefer hinabstiegen. Ältere Bäume zeigten mehrere Meter weit nahe der Bodenoberfläche verlaufende Wurzeläste. Trotz der ziemlich dichten Bedeckung der äufsersten Wurzelästchen mit kurzen Haaren kann man hier wohl nur von extensiver Wasserwirtschaft sprechen. Das locker gebaute Holz des auffällig dicken Stammes wird als Wasserspeicher gute Dienste tun und aufserdem steht der Baum während der trockenen Jahreszeit kahl. Die Wurzeln besitzen keinerlei durch Wandverdickungen oder chemische Reaktionen unterscheidbaren Interkutisbildungen. An die Epidermiszellen mit ihren dünnen Cellulosewänden schliefst sich unmittelbar das Rindenparenchym an, dessen Zellen nach innen an Gröfse zunehmen und unregelmäfsig angeordnet sind. Drei- und viereckige Intercellularen

sind reichlich vorhanden. Sie fehlen nur den innersten Rindenschichten und der Endodermis, deren Membranen eine teilweise Verkorkung erkennen lassen. Deutliche Holzreaktion erhielt ich nur im Gefäfsbündel.

7. Theobroma Cacao.

In allen drei Versuchsbeeten gediehen die Pflanzen im allgemeinen gut, doch blieben die des nicht gekalkten Beetes zweifellos hinter den anderen etwas zurück. Das mäfsig mit Kalk gedüngte Beet machte den besten Gesamteindruck, während in dem kalkreichsten Beet sich die beiden gröfsten Pflanzen befanden. Folgende Tabelle gibt einige aus Messungen an je sechs Pflanzen der drei Beete berechnete Mittelzahlen:

	Mittlere Höhe	Blattzahl	Mittlere Wurzellänge	Aschengehalt in $^0/_0$ d. Trockensubstanz
Ohne Kalk .	16 cm	5	16,5 cm	10,334
Wenig Kalk .	19,3 cm	7	19,5 cm	
Viel Kalk . .	18 cm	7	28,6 cm	12,679

Am deutlichsten sprach sich das Übergewicht der mit Kalk gedüngten Pflanzen in der Blattgröfse aus, die bei den stärksten Exemplaren bis zu 18 cm Spreitenlänge bei 7 cm Breite anstieg. Der gröfseren Blattmasse entsprach das gröfsere Wurzelsystem.

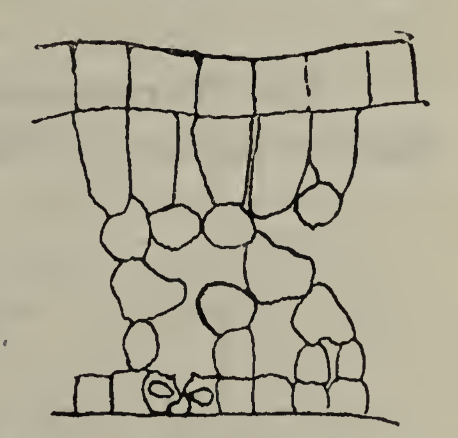


Fig. 19. Theobroma Cacao. Blattquerschnitt.

Junge Keimlinge zeigen eine stark ausgeprägte Hauptwurzel mit Nebenwurzeln 1. und 2. Ordnung in der Nähe des Wurzelhalses. Auch bei den $4^1/_2$ Monate alten Exemplaren war noch eine deutliche Pfahlwurzel vorhanden, die im Maximum 30 cm tief in den Boden hinabstieg. Die äufsersten Saugwürzelchen erwiesen sich als fein und reich verzweigt, wenn auch nicht so wie bei den typischen Intensivsystemen. Die Blätter sind dünn und hygrophil gebaut (Fig. 19), die Aufsenwände ihrer Epidermen kaum verdickt und die Spaltöffnungen wenig geschützt. Es ist somit verständlich, dafs die Pflanze eine grofse Luftfeuchtigkeit und Schatten bedarf. Das rasche Wachstum und der hohe Aschengehalt der Versuchspflanzen zeigen, dafs die Blätter trotzdem reichlich transpirieren.

Die anatomische Untersuchung zeigt pilzfreie Triebwurzeln, deren Rinde zu äufserst etwa drei lückenlos zusammenschliefsende dünnwandige, in meinem Material etwas gebräunte Zellschichten erkennen läfst. Ihnen schliefsen sich nach innen zahlreiche unregelmäfsig an-

geordnete Zellen mit Intercellularen und endlich eine ziemlich grofszellige dünnwandige Endodermis an, deren Inhalt im Gegensatz zu allen übrigen Rindenzellen sich gebräunt hat. Jene drei äufsersten Zellschichten fallen bald zusammen, während die übrigen Rindenzellen ihre Membranen etwas verdicken; die ganze primäre Rinde wird indessen bald unter geringem Schrumpfen abgeworfen. Die schwächeren Würzelchen sind zum Teil Mykorrhizen. Unter der an meinen Untersuchungsobjekten nur in undeutlichen Resten vorhandenen Epidermis lag bei solchen ein Interkutis, die aus zweierlei Zellen bestand: dünnwandigen Elementen und unregelmäfsig, oft in Gruppen dazwischen gestreuten Zellen mit einer starken Verdickungsschicht unter der Aufsenwand. Die primären Membranen dieser Zellen erwiesen sich als verholzt und teilweise als verkorkt, während die Verdickungsschichten nur teilweise verholzt waren und namentlich die starken tangentialen Verdickungen in der Hauptmasse Cellulosereaktion gaben. Die Wände der Endodermis schienen verkorkt zu sein, doch liefs die starke, auch in Eau de Javelle nicht schwindende Braunfärbung derselben keinen sicheren Schlufs zu.

8. Thea assamica.

Das Wurzelsystem zeigt ungefähr denselben Typus wie das des Kaffees, nur ist die Bildung einer Pfahlwurzel noch mehr ausgesprochen.

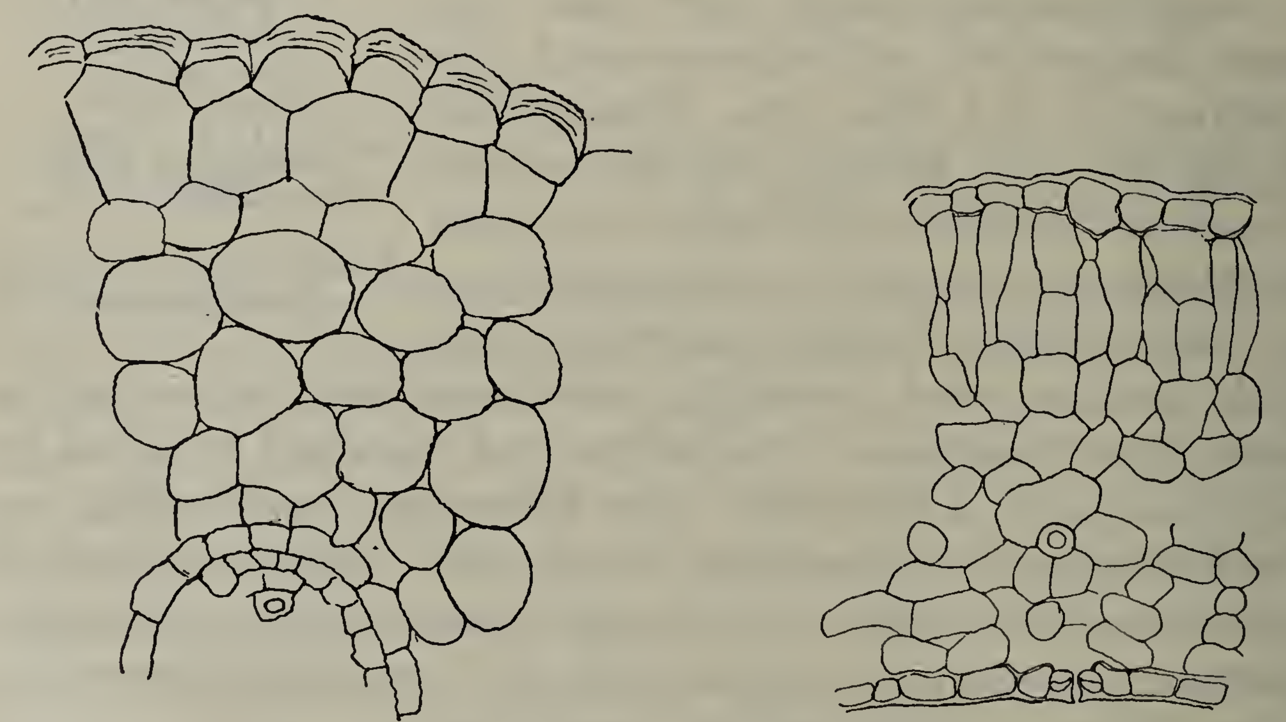


Fig. 20. Thea assamica. Wurzelquerschnitt. Fig. 21. Thea assamica. Blattquerschnitt.

Anatomisch (Fig. 20) fällt das Fehlen jeglicher Wurzelhaarbildung und der Dicke der tangentialen Aufsenwände der Epidermiszellen auf, die bis zum Vegetationspunkt reicht. Die Wände dieser Zellen

sind ringsum verholzt und schwach verkorkt, doch erstrecken sich die betreffenden Reaktionen in der Regel nicht auf die Verdickungsschichten der Aufsenwand. Diese bestehen meist aus Cellulose. Unter der Epidermis liegt ein einschichtiges, schwach verkorktes Hypoderm. Etwas stärker verkorkt sind die Wände einzelner, doch nicht aller Endodermiszellen, die sonst nichts Bemerkenswertes aufweisen.

Die Teekeimlinge waren die einzigen unter meinen Versuchspflanzen, die auf dem nichtgekalkten Beete ein besseres Aussehen zeigten als auf den anderen. Doch möchte ich hieraus nicht auf eine schädliche Wirkung des Kalkes schliefsen, da nicht alle gekalkten Pflanzen minderwertig waren.

	Mittlere Höhe	Mittlere Wurzellänge	Asche in $^0/_0$ d. Trockensubstanz
Ohne Kalk	12,8 cm	11,3 cm	12,405
Wenig Kalk . . .	11,6 cm	7,4 cm	12,230
Viel Kalk	11,2 cm	10,4 cm	12,115

Bei dem langsamen Wuchs der Pflanzen überrascht der hohe Aschengehalt. Die Blätter besitzen mittelgrofse Epidermiszellen mit namentlich oberseits etwas verdickten Aufsenwänden und nicht besonders geschützten Spaltöffnungen (Fig. 21). Die zahlreichen Zähne am Blattrande lassen vermuten, dafs hier flüssiges Wasser ausgeschieden werden kann. Eine derartige Förderung des die Pflanze durchziehenden Wasserstromes würde zur Erklärung des hohen Aschengehaltes beitragen.

Andere von mir untersuchte Termströmiaceen (Eurya acuminata, Gordonia excelsa, Schima Noronhae) besitzen dünnere Würzelchen als der Tee. Sie nähern sich schon den Pflanzen mit Intensivwurzelsystem.

Eine Mittelstellung zwischen Extensiv- und Intensivtypen nehmen die meisten Leguminosen ein. Sie sind unter meinen Kulturpflanzen vertreten durch

9. Pithecolobium Saman.

Die sehr raschwüchsigen Pflanzen gediehen auf den drei Beeten und schienen der Kalkdüngung gegenüber sich dankbar zu erweisen. Die stärkste der $4^1/_2$ Monate alten Pflanzen, die eine Höhe von 54 cm erreichte, befand sich aber auf dem nichtgekalkten Beete. Am wenigsten gut entwickelt erschienen die Pflanzen des Beetes II. Dies kann nur daher rühren, dafs dieses Beet, in der Mitte zwischen den beiden anderen gelegen, etwas weniger Licht empfing und das Pithecolobium gegen Beleuchtungsunterschiede sehr empfindlich ist.

	Mittlere Länge des oberirdischen Sprosses	Mittlere Länge der längsten Wurzel	Aschengehalt in $^0/_0$ d. Trockensubstanz
Ohne Kalk .	22,1 cm	19,6 cm	7,901
Wenig Kalk .	19,7 cm	16,6 cm	7,923
Viel Kalk . .	30 cm	24,6 cm	6,363

Der geringe Aschengehalt ist bei den raschwüchsigen Pflanzen auffallend, zumal die Blätter hygrophil gebaut sind und das Wurzelsystem gut entwickelt ist. Allerdings ist die Gesamtblattfläche (ca. 210 qcm) im Verhältnis zur Gesamtwurzellänge (ca. 285 cm) nicht besonders grofs. (Vgl. Castilloa.) Die dünnen und zarten Blätter zeigen dünnwandige Epidermen, grofse Luftlücken und nicht geschützte Spaltöffnungen. Das Wurzelsystem besteht aus mehreren ziemlich gleichstarken Triebwurzeln, die weit ausstreichen und reichlich mit dünnen Seitenwurzeln besetzt sind, aber doch noch dem Coffeatypus nahestehen, dem auch Janse die Pflanze anschliefst.

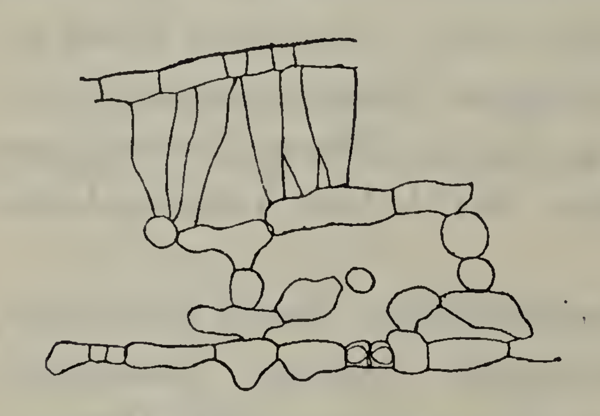


Fig. 22. Blattquerschnitt von Pithecolobium Saman.

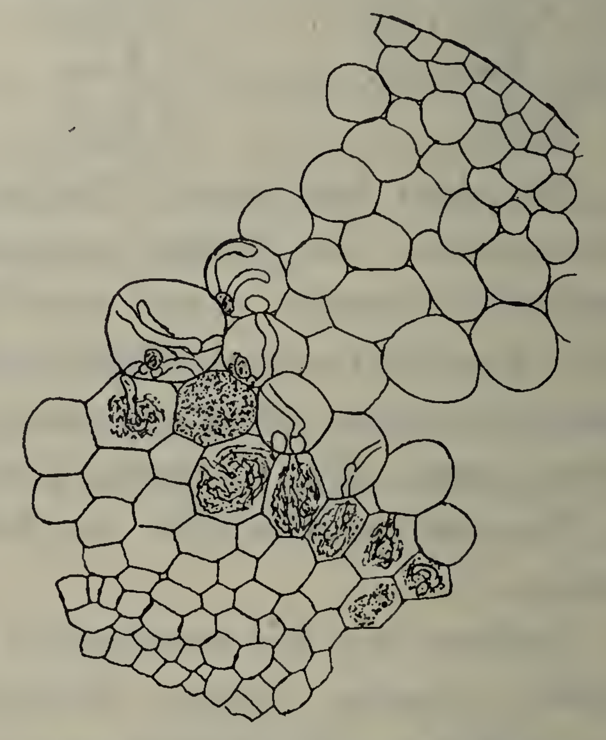


Fig. 23. Pithecolobium Saman. Wurzelquerschnitt.

Die jungen Wurzeln besitzen eine kleinzellige an den Aufsenwänden schwach verdickte Epidermis, der nach innen ein bis zwei intercellularraumfreie Zellschichten folgen. Dann kommen nach innen an Gröfse zunehmend mehrere Schichten mit dreieckigen Intercellularen und zuletzt wieder intercellularraumarme kleinzelligere Schichten, deren innerste die mit Caspari'schen Punkten versehene dünnwandige Endodermis ist. Die sämtlichen Zellwände der Wurzelrinde, namentlich die der inneren Schichten und die Radialwände der Endodermiszellen, geben die Phloroglucinreaktion; verkorkt zeigte sich nur die Endodermis und vielleicht eine äufsere Membran der Epidermiszellen.

Die Pflanzen hatten neben den normalen Wurzelknöllchen endotrophe Mykorrhizen. Aufserdem war das Wurzelsystem eines älteren

Baumes in Tjikeumeuh mit eigentümlichen Anschwellungen übersät, die sich als Anguillulagallen erwiesen. Sie waren oft der Ausgangspunkt besonders zahlreicher Verzweigungen, so dafs dicke stark von feinen Wurzeln durchflochtene Erdklumpen beim Herausziehen an ihnen haften blieben.

Von anderen Leguminosen kultivierte ich noch die als Schattenbaum in Kaffeeplantagen beliebte Albizzia moluccana. Dieser aufserordentlich raschwüchsige Baum erwies sich für Kalkdüngung sehr dankbar. Die Pflanzen des kalkfreien Beetes blieben ganz unansehnlich, die der beiden anderen Beete waren wenigstens der Mehrzahl nach üppig und grofs. Die gröfste Pflanze erreichte in der Zeit von $4^1/_2$ Monaten eine Höhe von 90 cm. Untersucht wurden ferner Parkia africana und biglobosa, Myroxylon toluifera, Peltophorum sp., Entada scandens, Ormosia sumatrana, Castanospermum australe, Tamarindus indica. Ihre Wurzelsysteme schliefsen sich dem von Pithecolobium an. Zum Intensivtypus rechnen die Wurzelsysteme von Cynometra cauliflora, Pterocarpus trinervis, Bauhinia acuminata und fusconervis.

Die auf Java verbreiteten Arten dieser letzteren Gattung sind auf Mittel- und Ostjava, also auf Gegenden mit Wechsel von Trockenzeit und Regenzeit beschränkt. Für Bauhinia malabarica wird speziell angegeben, dafs sie fast ausschliefslich auf wasserarmem Boden sich findet. Auch Acacia arabica scheint, nach etwas unvollständigem Material zu urteilen, mit einem Intensivsystem begabt zu sein, was zu der Fähigkeit dieser Pflanze, in einem zeitweise sehr trockenen Klima zu gedeihen, pafst.

Ähnlich wie die Leguminosen verhalten sich die Familien der Araliaceen, Euphorbiaceen und Anacardiaceen, von deren jeder ich eine Anzahl von Vertretern untersuchte (E u p h o r b i a c e a e: Antidesma montanum, Glochidion macrocarpum, Hevea brasiliensis, Macaranga denticulata, Mallotus philippinensis und cochinchinensis, Ostodes paniculata, Poinsettia sp. A r a l i a c e a e: Brassaiopsis sp., Macropanax oreophilum, Arthrophyllum ovalifolium, Heptapleurum sp. [vgl. auch J a n s e l. c.]).

10. Castilloa elastica.

Die Pflanzen gediehen auf allen drei Beeten gleich gut. Die stärkste von allen erreichte eine Höhe von 40 cm und ihre Wurzel ging 55 cm tief in die Erde hinab. Sie befand sich auf dem reichlich gekalkten Beete und zeigt, dafs die Kalkdüngung auf die Castilloa wenigstens nicht schädlich gewirkt hat.

	Mittlere Stammhöhe	Mittlere Wurzellänge	Mittleres Trockengewicht	Aschengehalt in °/₀ der Trockensubstanz
Ohne Kalk . .	26,0 cm	39,2 cm	5,62	15,195
Wenig Kalk . .	25,6 cm	58,6 cm	4,63	16,036
Viel Kalk . .	—	—	—	14,355

Der Aschengehalt der Castilloen war der höchste unter allen meinen Versuchspflanzen. Dem entspricht die grofse, transpirierende Blattfläche der Keimlinge; sie betrug bei einem mittelgrofsen Exemplar ca. 610 qcm. Die grofsen Blätter sind reich an Intercellularräumen und dünnhäutig, ihre Epidermiszellen relativ klein und ohne besondere

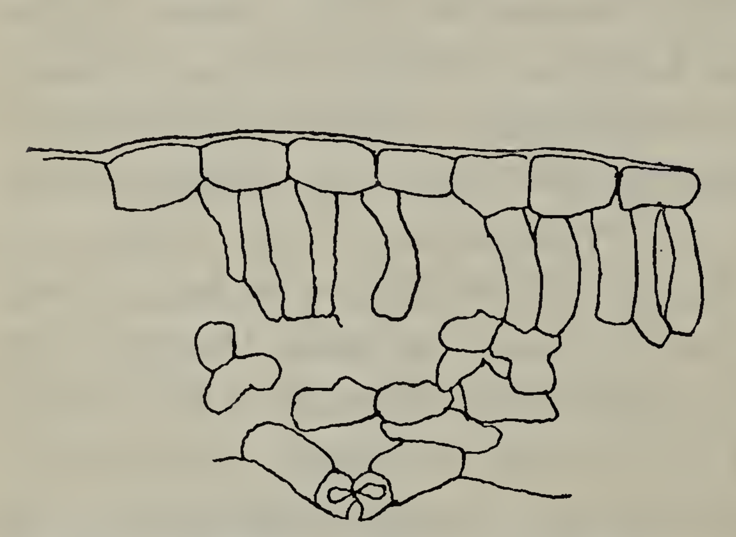


Fig. 24. Castilloa elastica. Blattquerschnitt.

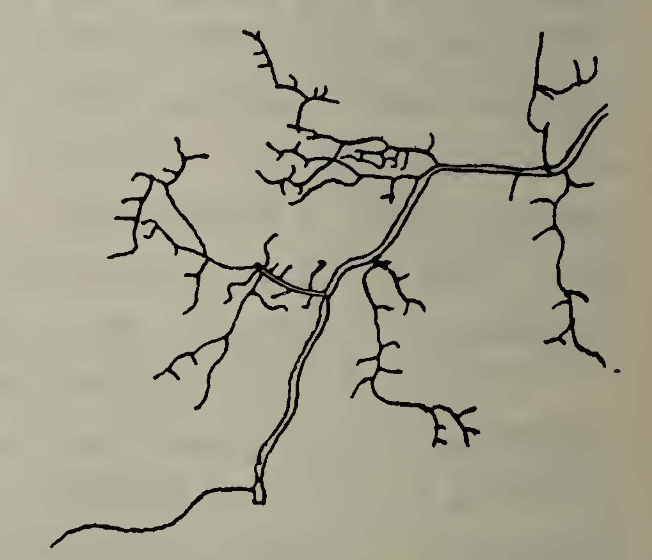


Fig. 25. Castilloa elastica. Aus dem Wurzelsystem.

Verdickungen. Die Spaltöffnungen sind ungeschützt und ragen sogar etwas über ihre Umgebung hervor.

Das Wurzelsystem (vgl. die Tafel I) zeigt anfangs eine deutliche Pfahlwurzel, die aber bald von Seitenwurzeln I. Ordnung eingeholt wird, welche in den oberflächlichen Bodenschichten als Langwurzeln weit umherstreichen. Sie sind selbst wieder mit ebenfalls langen Laufwurzeln II. Ordnung besetzt, welche dann die zahlreichen, noch einmal verzweigten, nur einige wenige Zentimeter langen Saugwurzeln tragen. Aus den Wurzeln III. Ordnung können noch Langwurzeln werden, aus denen der weiteren Ordnungen wohl nur noch ausnahmsweise.

Berechnet man aus der Länge der Seitenwurzeln I. Ordnung und der Tiefe, bis zu der das Wurzelsystem in den Boden hinabsteigt, den Bodenraum, den unsere $4^1/_2$monatige mittelgrofse Pflanze ausbeutet, so ergibt er sich etwa als ein umgekehrter Kegel von 40 cm Höhe und 85 cm Grundflächendurchmesser, also 70 226 ccm Inhalt. Den Bodenraum, der einer gleichalten Kaffeepflanze zu Gebote steht, fanden wir

oben zu 7500 ccm. Die Castilloa weiſs also mit ihrem Wurzelsystem ein fast zehnmal so groſses Bodenquantum auszunutzen. Soweit die Kurzwurzeln reichen, muſs die Ausnutzung intensiv sein, denn sie sind dünn und zahlreich genug, um sich zwischen die kleinsten Bodenpartikelchen einzudrängen. Freilich bleibt bei ihrer geringen Länge manche Stelle des ganzen, vom Wurzelsystem okkupierten groſsen Raumes frei.

Das Wurzelsystem erscheint gleichzeitig auf extensive und intensive Arbeit eingerichtet. Es wird gröſsere Wassermengen rasch aufnehmen, aber auch kleinere dem Boden noch entziehen können. Dem entspricht es, wenn der Baum in den sehr feuchten Wäldern auf

Fig. 26. Castilloa elastica. Wurzelquerschnitt.

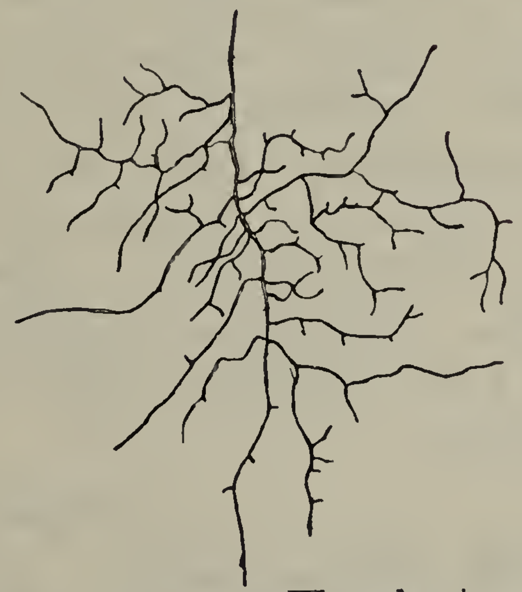


Fig. 27. Aus dem Wurzelsystem von Eugenia aromatica.

der Landenge von Panama, andererseits aber auch an Punkten der pacifischen Küste lebt, wo eine 3—4 Monate lange Trockenperiode herrscht (Jumelle, Cultures coloniales). Interessant ist, daſs die Gesamtlänge aller Wurzelverzweigungen unserer Castilloapflanze, wenn man erwägt, daſs die letzten zarten Verzweigungen nur unvollständig meſsbar sind, nicht sehr verschieden ist von der, welche oben für eine gleich alte Pflanze von Coffea liberica (15 m) angegeben wurde; sie beträgt 11—12 m. Der gröſsere Bodenraum für die Castilloapflanze wird also nicht sowohl durch einen Mehraufwand an Wurzellänge als durch eine andere Verteilung der Wurzelmasse gewonnen.

Die Epidermis der Wurzel ist kleinzellig und dünnwandig und trägt ein vielfach unterbrochenes Kleid aus kurzen Haaren. In der Wurzelrinde lieſs sich ein äuſserer, etwa 2—3 Zellschichten

umfassender, von gröfseren Intercellularen freier Teil von einem inneren, aus abgerundeten Zellen mit drei- und viereckigen Intercellularen bestehenden gut unterscheiden. Die Endodermiszellen zeigten die bekannten welligen Radialwände, sonst aber nichts Bemerkenswertes. Im übrigen gaben alle Zellwände der Wurzelrinde Zellulosereaktion, wobei ihre schwachen, netzartigen Wandverdickungen den schmalen, an den Enden sich auskeilenden, dünnwandig gebliebenen Stellen gegenüber gut hervortraten. Beim Beginn des Dickenwachstums wird die primäre Rinde unter Schrumpfen ihrer inneren Partien abgeworfen.

Die dünnen und reich verzweigten letzten Würzelchen, welche das Wurzelsystem der Castilloa als Intensivsystem charakterisieren, finden sich auch bei anderen Moraceen, so bei Artocarpus integrifolia, incisa und Blumei, bei vielen Ficusarten (alba, Benjamina, elastica, lepicarpa, involucrata, Ribes, variegata), Trema virgata und amboinensis, Antiaris toxicaria und bei Morusarten des Mündener Gartens. Sie scheinen daher zu den Familiencharakteren der Moraceen zu gehören. Unter den übrigen baumartigen Urticales folgen unsere Ulmus- und Celtis-Arten, nach Janse auch eine tropische Celtis, demselben Typus. Die eigentlichen Urticaceen (Laportea crenulata, Villebrunea integrifolia) haben etwas stärkere Wurzeln, mehr dem Leguminosen-Typ entsprechend. Ihnen schliefst sich Platanus an.

II. Eugenia aromatica.

Die Pflanzen gediehen in allen drei Beeten gut, doch erwies sich die Kalkdüngung als vorteilhaft.

	Oberirdischer Sprofs	Mittlere Länge der längsten Wurzel	Aschengehalt in % der Trockensubstanz
Ohne Kalk . . .	16 cm	14,6 cm	11,824
Wenig Kalk . . .	18 cm	14,0 cm	8,355
Viel Kalk	19 cm	20,3 cm	10,555

Die mit viel Kalk gedüngten Pflanzen waren demnach den nicht gekalkten durchschnittlich um 3 cm Sprofslänge und 5,7 cm Wurzellänge voraus. Bei allen Pflanzen hatte ausgesprochene Pfahlwurzelbildung stattgefunden und die Pfahlwurzel war im Maximum bis zur Tiefe von 30 cm in den Boden eingedrungen. Namentlich in der Nähe des Wurzelhalses waren reichliche feine Verzweigungen vorhanden, die an die Verhältnisse bei Castilloa erinnerten. Man wird hier von einem intensiven Betrieb sprechen müssen. Die Gesamt-

wurzellänge einer mittelgrofsen Pflanze betrug 165 cm, die zugehörige Blattfläche ca. 70 qcm, also im Verhältnis zur Gesamtwurzellänge weit weniger als bei Castilloa und Coffea. Die Aufsenwände der Epidermiszellen des Blattes sind wenig verdickt, die Zellen selbst ziemlich klein, die Spaltöffnungen durch einen etwas mehr als gewöhnlich krugartig eingesenkten Vorhof etwas geschützt. Leider stehen mir keine näheren Angaben über die Standortsverhältnisse der Pflanze zu Gebot. Blattbau und Wurzelsystem weisen darauf hin, dafs sie etwas Trockenheit ertragen kann. Die Wurzeln meiner Pflanzen waren haarlos und besafsen eine dünnwandige, kleinzellige Oberhaut. Ihr schliefst sich ein zweischichtiges Hypoderma an, dessen innere Schicht bei schwachen, nicht aber bei starken Wurzeln an ihren tangentialen Innenwänden Verdickungschichten ausbildet. Weiter

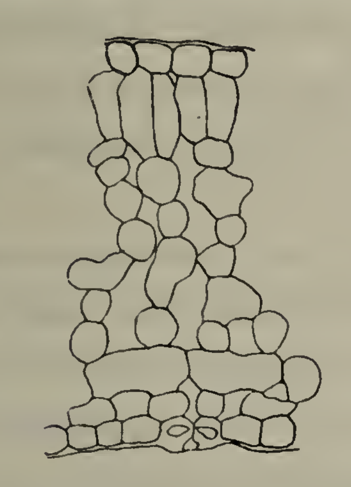


Fig. 28. Eugenia aromatica. Blattquerschnitt.

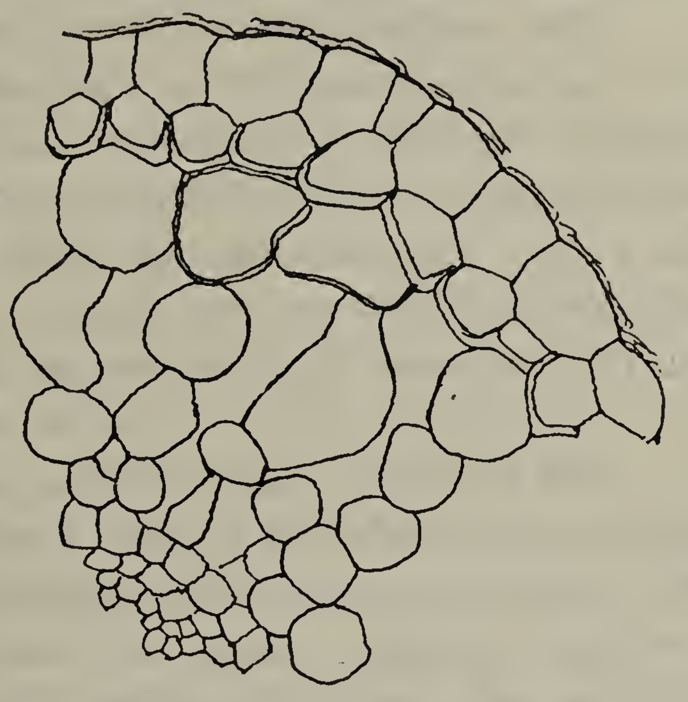


Fig. 29. Eugenia aromatica. Wurzelquerschnitt.

nach innen folgen dünnwandige Zellschichten, welche schon früh in dünne, in der Richtung des Wurzelradius verlaufende Gewebeplatten sich auflösen, die durch grofse Luftlücken getrennt sind, bald ihren Turgor verlieren und einschrumpfen. Der Inhalt der Endodermiszellen war an meinem Alkoholmaterial blau geworden, während alle übrigen Wurzelrindenzellen farblos blieben.

Die Bildung von Lacunen zwischen radiär verlaufenden Gewebeplatten spricht Freidenfelt (Biblioth. Bot. 61 pag. 90) als ein Charakteristikum hydrophiler Wurzeln an, ebenso die Bildung eines verstärkten Hypoderms. Wie dies zu den übrigen Eigenschaften unserer Pflanze pafst, wäre näher zu untersuchen.

Von anderen Myrtaceen wurden untersucht Jambosa decumana, Eucalyptus maculata var. citriodora, Eugenia densissima, operculata, densiflora, Clavimyrtus und cuprea. Bei allen zeigten die äufsersten

Würzelchen die Feinheit und reichliche Verzweigung des Intensivtypus, der offenbar auch hier zu den Familiencharakteren gehört und vielleicht dazu beitrug, dafs die Myrtaceen in Gebieten mit Trockenperioden sich haben ausbreiten können. Von anderen Familien mit Intensivwurzelsystemen seien die Cupuliferen genannt. Die Formen des javanischen Regenwaldes (Castanea Tungurrut und argentea, Quercus induta, pseudomoluccana, pallida, spicata), zeigen dieselben Verhältnisse wie unsere einheimischen Buchen und Eichen. Die verschiedene Beschaffenheit der Blätter — die tropischen Formen sind immergrün — geht auch hier nicht Hand in Hand mit Verschiedenheiten im Wurzelsystem.

Ein ausgesprochenes Intensivwurzelsystem fand ich ferner bei den Casuarinen, speziell bei Casuarina sumatrana, hier im Zusammenhang mit anderen Anpassungen an zeitweise Trockenheit. Auch das Intensivsystem mancher Mangroven und Ericaceen zeigt, dafs diese Form der Wurzelausbildung unter weniger günstigen Verhältnissen sich bewährt, wie sie für erstere in dem Salzgehalt des Standortes, für die anderen im Vorkommen auf saurem Boden gegeben sind.

Ein Rückblick auf die oben mitgeteilten Beobachtungen ergibt, dafs in der Dicke und dem Verzweigungsreichtum der äufsersten Würzelchen für eine ganze Anzahl dikotyler Holzpflanzen Familienmerkmale gegeben sind, die sich auch bei Arten verschiedener Klimate und bei wechselndem Blattbau konstant erhalten. In anderen Familien tritt die Konstanz weniger hervor.

Die betreffenden Unterschiede zwischen den Wurzelsystemen wurden mit den Ausdrücken Extensivsystem und Intensivsystem bezeichnet. Damit soll zunächst nur der Tatsache Ausdruck gegeben sein, dafs Wurzelsysteme wie die von Dysoxylon und Fraxinus mehr für eine extensive Arbeitsweise, d. h. für Wirtschaft bei reichlichem Wasservorrat, andere, wie z. B. die der Cupuliferen und Moraceen, auch für intensive Arbeit, d. h. für Ausnützung kleinerer Wasserquantitäten, geeignet erscheinen. Bei der geringen Ausbreitung unserer Kenntnisse über die Wasserwirtschaft der Holzpflanzen läfst sich zurzeit genaueres hierüber kaum sagen. Doch darf darauf hingewiesen werden, dafs Extensivsysteme bei Familien gefunden wurden, deren Vertreter wenigstens zum Teil feuchten Klimaten oder Standorten angehören und, nach ihrem Blattbau zu urteilen, eine starke Transpirationstätigkeit entfalten können. Das schliefst nicht aus, dafs auch in trockenen Klimaten oder an trockenen Standorten anscheinend

auf extensive Wasserwirtschaft eingerichtete Wurzelsysteme ausreichend arbeiten, wenn xerophile Eigenschaften der übrigen Pflanzenteile in Zeiten der Not den Wasserverbrauch herabsetzen. Intensivsysteme treten sowohl in stets feuchten als in periodisch trockenen Gebieten auf; ja sie erscheinen vermöge ihrer dünnen Saugwürzelchen, die besonders dazu geeignet sind, den feinsten Bodenteilchen ihre letzten Wasserhüllen zu entziehen, gerade für zeitweise trockene Standorte vorzüglich passend. Dies stimmt mit dem, was Freidenfelt (l. c.) für krautige Pflanzen ausgeführt hat, insoweit überein, als auch bei diesen dicke, wenig verzweigte Wurzeln auf Hydrophilie, reich verzweigte, dünne auf Xerophilie hindeuten. Dafs Zwischenstufen, für welche eine Beziehung zu Klima und Standort nicht hervortritt, existieren, ist selbstverständlich.

Anatomisch boten sich bei den untersuchten Wurzeln ziemlich konstante Familiencharaktere in der Beschaffenheit der Hypodermbildungen; so bei den Meliaceen, Magnoliaceen, Oleaceen u. a. Für die Lauraceen war das Vorkommen von sclerenchymatischen Elementen in der Wurzelrinde, nahe der Endodermis, charakteristisch. Im übrigen waren die untersuchten Wurzeln ziemlich einförmig gebaut. Die Endodermis war fast überall dünnwandig, doch z. B. bei Viburnum sundaicum mit einem Verdickungsring auf den Seitenwänden versehen. Das zwischen ihr und den hypodermalen Zellschichten gelegene Rindenparenchym liefs auf dem Querschnitt häufig die schon von van Tieghem für viele Wurzeln nachgewiesenen Teile unterscheiden, einen äufseren, aus kleineren in tangentialer Richtung etwas gestreckten Zellen bestehenden Teil und eine innere Partie, deren Zellen gröfser waren und in der Richtung des Wurzelradius ihre gröfste Ausdehnung hatten. Die Membranen der beiden Teile des Rindenparenchyms sind mit zahlreichen bald mehr rundlichen, bald mehr spaltenförmigen Tüpfeln versehen, die bei Blaufärbung jener Membranen mit Chlorzinkjod als hellere Stellen stark hervortraten. Genannte Färbung gelang nicht immer ohne weiteres leicht, trat aber nach Vorbehandlung mit Eau de Javelle stets ein. Stark verdickte Membranen fand ich im inneren Rindenparenchym von Pygaeum parviflorum und Castanea argentea.

Biologisch interessant und an lebendem Material noch näher experimentell zu untersuchen sind die chemischen Eigenheiten des Hypodermzellinhaltes im Gegensatz zum Inhalt der übrigen Rindenzellen. Sie dienen aller Wahrscheinlichkeit nach als Schutzmittel gegen die Tierwelt des Erdbodens. Über die in den Wurzeln tropischer

Holzpflanzen vorkommenden Pilze hat Janse (l. c.) nähere Angaben gemacht. Er fand unter 75 Pflanzenarten Westjavas 69 von endophyten Pilzen bewohnt. Ich könnte seine Liste noch erweitern, doch mag dies einer ausführlicheren Arbeit über Wurzelanatomie vorbehalten bleiben. Hier seien nur einige Beobachtungen an den Mykorrhizen meiner Kulturpflanzen mitgeteilt. Unter ihnen erwies sich als pilzfrei nur Eugenia aromatica; die übrigen können als fakultative Mykorrhizabildner angesehen werden. Die Mykorrhizen waren überall endotroph. Nur wenige Fäden hafteten der Aufsenseite der Wurzeln an. Bei Pithecolobium Saman fehlten neben den Mykorrhizen auch die Leguminosenknöllchen nicht. Besonders grofse Exemplare der letzteren fand ich, beiläufig bemerkt, bei Ormosia sumatrana (s. Fig. 30). Die Verbreitung des Pilzes in der Wurzelrinde und seine Eigenschaften entsprachen im Ganzen den Angaben von Janse. Gewöhnlich liefsen sich drei Formen im Auftreten des Pilzes unterscheiden:

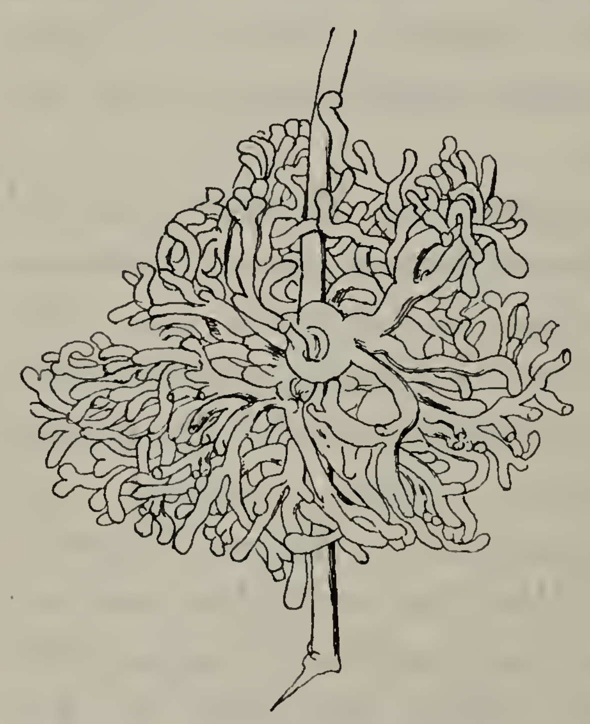


Fig. 30. Wurzelknöllchen von Ormosia sumatrana. 1/2 nat. Gr.

1. Ziemlich dicke bald mehr in der Längsrichtung der Wurzel verlaufende, bald mehr in den Zellen sich hin und her windende, seltener wesentlich intercellulare (Castilloa elastica), oft auffallend inhaltsarme Hyphen. Ihre Wand gab höchstens auf kurze Strecken, wohl infolge einer Umscheidung von seiten der Wirtszelle, Zelluloscreaktion.

2. Kugelige oder mehr ovale intracellulare Anschwellungen am Ende der gewöhnlichen oder dünnerer Hyphen, die vésicules Janses. Sie besitzen oft eine derbere Membran als die Hyphen und können von diesen durch eine Querwand getrennt sein. Mitunter inhaltsarm, zeigen sie sich ein andermal stark mit protoplasmatischer Masse erfüllt, die in einigen Fällen, bei Cola, eine höckerige Oberfläche hatte, als ob sie aus einem Haufen membranloser Stücke bestehe. Die Gröfse der Anschwellungen ist verschieden. Oft füllen sie ihre Wirtszelle nahezu aus; dann wieder sind sie erheblich kleiner. Janse gibt als Grenzwerte ihres gröfsten Durchmessers 30—105 μ an. Über die Funktion dieser Gebilde sind verschiedene Ansichten aufgestellt worden. Man hat sie für Oogonien oder für eine Art von Conidien („Cysten“) gehalten oder endlich angenommen, dafs sie mit der Fort-

pflanzung des Pilzes überhaupt nichts zu tun hätten, sondern nur eben „blasige Anschwellungen“ der Hyphen seien. Meine Versuchspflanzen werfen die primäre Wurzelrinde bald ab; ich habe aber in dem absterbenden Gewebe vergeblich nach weiteren Entwicklungsstadien der Anschwellungen gesucht. Trotzdem halte ich es, soweit sie mit stärkeren Membranen versehen und durch eine Querwand von der Traghyphe abgetrennt sind, für wahrscheinlich, dafs wir in ihnen Sporangien zu sehen haben. Daneben mögen nicht fruktifikative Anschwellungen immerhin auch vorkommen. Gewifsheit über derartige Dinge kann, wenn keine unzweifelhaft zu erkennenden Sporen

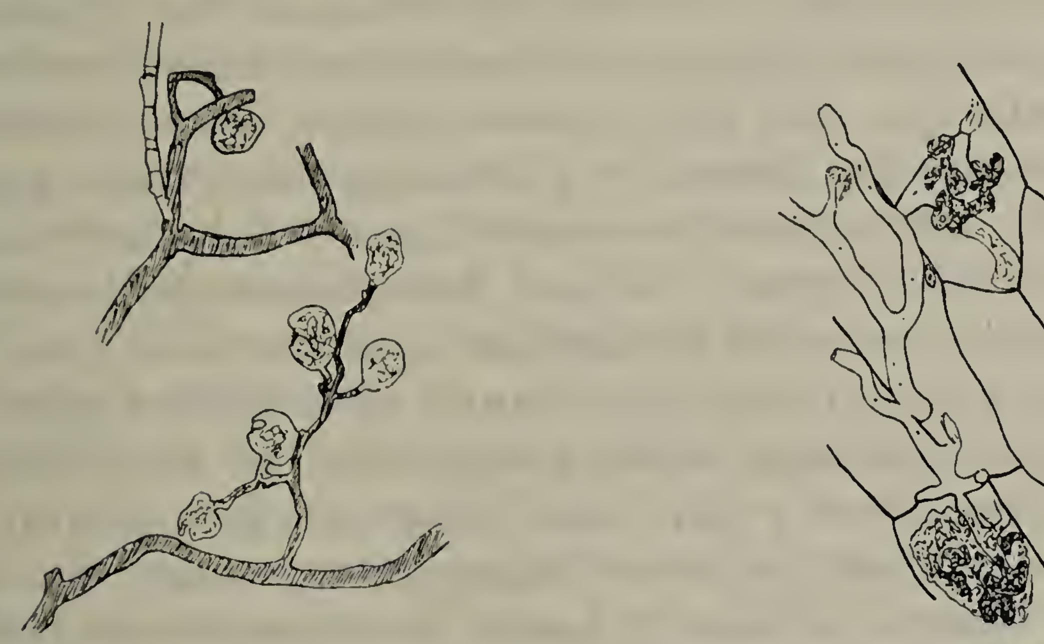


Fig. 31. Cola acuminata. Ektotrophe Pilzfäden mit geschrumpften Sporangien.

Fig. 32. Cola acuminata. Endotrophes Mycel mit „Sporangiolen“.

gefunden werden, natürlich nur die Beobachtung des lebenden Objektes liefern, die beim Studium der Mykorrhizen überhaupt noch mehr wird herangezogen werden müssen. Bei Cola und bei Thea fand ich den verpilzten Wurzeln äufserlich zerstreute Mycelfäden anhaften, deren Zusammenhang mit den endotrophen Gebilden wahrscheinlich ist, obwohl ich ihn nicht direkt nachweisen konnte. Diese Fäden trugen bei beiden Pflanzen endständige Anschwellungen, welche den vésicules sehr ähnlich sahen und wohl für unreife, im Alkohol geschrumpfte Sporangien gehalten werden müssen (Fig. 31). Die Mycelfäden waren dimorph. Es gab dickere, von starken, etwas dunkel gefärbten Membranen umgebene Hyphenstämme, die weit dünnere, hell gefärbte Zweige entwickelten. Diese Zweige besafsen auch mehr Querwände, als ihre sehr spärlich und unregelmäfsig septierten Mutteräste. Man ist versucht, sie einer Mucoracee zuzuschreiben, zumal Möller (Ztschr. f. Forst- und Jagdwesen 1903) eine solche in weiter Verbreitung als Mykorrhizapilz der Kiefer nachgewiesen hat.

3. Die Hyphen und Blasen finden sich in der Regel in den äufseren Schichten des pilzführenden Parenchyms (s. Fig. 23). Ihnen schliefsen sich nach dem Wurzelcentrum hin Zellen an, in welchen der Pilz offenbar zugrunde geht. Es sind die Zellen, welche Werner Magnus in seiner Arbeit über Neottia (Jahrb. f. w. Botanik, XXXV, 1900) als Pilzverdauungszellen bezeichnet hat. Man mufs annehmen, dafs hier die Wirtspflanze ein Enzym erzeugt, welches die Hyphenmembranen löst oder unter Desorganisation der ganzen Hyphe wenigstens stark verändert (vgl. Shibata, Jahrb. f. w. Bot. 37, 1902). An Präparaten, die mit alkalischem Methylenblau gefärbt und in Canadabalsam untersucht wurden, sieht man, dafs die Hyphenenden in den „Verdauungszellen“ eine weit dünnere Membran besitzen und selbst ganz verschwinden. Daneben findet man stark sich färbende Massen, die anscheinend aus den Hyphen unter dem Einflufs der „Verdauungszellen“ hervorgegangen sind (Fig. 32). Der Zellkern der letzteren kann dabei erhalten bleiben und sich amöboid verändern. Es sind diese Massen mit den Gebilden identisch, welche Janse als Sporangiolen bezeichnet hat. Trotz dieses verfänglichen Namens verwahrt sich Janse ausdrücklich dagegen, dafs er den in Rede stehenden Gebilden eine Rolle bei der Vermehrung des Pilzes zuschreiben wolle. Auch Magnus (l. c. p. 213) lehnt dies ab und erblickt in ihnen Degenerationsprodukte des Pilzes. Neuerdings (Naturw. Ztschr. f. Land- u. Forstwirtschaft 1903, 25) erklärt sie Hiltner für Sporangienanlagen, die von den Wirtszellen resorbiert werden, ehe sie zu voller Ausbildung gelangen.

Alle diese Fragen können, ebenso wie die nach der Natur des endophyten Schmarotzers, definitiv wohl erst durch Untersuchungen an lebendem Material entschieden werden. Indessen kann man es wohl als wahrscheinlich hinstellen, dafs, wenigstens bei meinen Kulturpflanzen, es sich um eine einzige, vielleicht zu den Mucoraceen gehörige Schmarotzergruppe handelt, deren Angehörige als Bildner fakultativer Mykorrhizen auftreten.

Figurenerklärungen.

Tafel I. Mittelgrofse Exemplare der kultivierten Pflanzen.

Tafel II. Aus dem Wurzelsystem einer 2jährigen Esche. Wenig verkleinert.

Tafel III. Wurzelsystem einer 2jährigen Rotbuche. Wenig verkleinert.

Tafel IV. Aus dem Wurzelsystem von Dysoxylon alliaceum. Stellenweise die Rinde abgefallen. Die Lenticellen erscheinen als Unebenheiten. Wenig verkleinert.

Die Textabbildungen nach mikrosk. Präparaten wurden, mit Ausnahme von Fig. 32, bei ca. 300facher Vergröfserung gezeichnet. Die Habitusbilder stellen die Objekte annäherd in nat. Gr. dar. Für die phot. Aufnahmen zu Tafel II—IV schulde ich Hrn. Forstassesor Japing, für Fig. 13 Hrn. Forstbeflissenen Götz herzlichen Dank.

Zur Kenntnis der geschlechtlichen Fortpflanzung bei Stigeoclonium sp. (St. fasciculatum Kütz.?).

Von **A. Pascher.**

Hierzu 2 Figuren im Text.

Vorliegende kleine Abhandlung führt ihre Entstehung auf eine Reihe gelegentlicher Beobachtungen, die vor zwei Jahren (1903) gemacht wurden, zurück. Obschon diese Beobachtungen nicht erlauben, vollständig Abgeschlossenes zu bringen, so glaube ich sie doch veröffentlichen zu können, da sie unter Neuem auch andererseits wieder Tatsachen bringen, die mit den in der Literatur vorhandenen Angaben nicht ganz übereinstimmen. Vielleicht regen sie auch zu einer neuen eingehenden Untersuchung der Reproduktionsverhältnisse bei *Stigeoclonium* an, die lange nicht so bekannt sind, als es die Häufigkeit dieser Alge erwarten liefse.

Das Objekt bildete eine *Stigeoclonium*art, die ich in Unter-Wuldau (südlicher Böhmerwald) sammelte. Da dieses *Stigeoclonium* bei näherer Untersuchung abweichende Formbildungen zeigte, so kultivierte ich dieses *Stigeoclonium* sowie einige andere Arten derselben Gattung. Vor allem war das Studium der Formänderung dieser Alge, die bekanntlich bei dieser Algengattung sehr grofs ist, sowie deren Abhängigkeit von äufseren Faktoren bestimmend für mich, — Fragen, denen ich behufs Klärung einiger difficiler Formen schon längere Zeit nachgehe. Dieses *Stigeoclonium,* das dem von Kützing abgebildeten *Stigeoclonium fasciculatum* (Tom. III tab. 8) sehr nahe steht, hielt sich eine Zeitlang ziemlich gut in flachen Glasschalen, deren Boden mit Torfplatten bedeckt war. Es zeigte aber nach einiger Zeit ein eigentümlich abnormales Verhalten. Die Kultur erfolgte dann in Glasröhren, deren beide Enden mit Müller'scher Gaze verbunden waren und in welchen sich auf geeigneten Unterlagen die *Stigeoclonium*büschel befanden. So beschaffen kam die Röhre in fliefsendes Wasser.

Diesen Röhren wurde das entsprechende Material entnommen, das dann in bekannter Weise leicht im Zimmer zur Zoosporenbildung angeregt werden konnte. Doch schenkte ich dieser kein dauerndes Interesse; die diesbezüglichen Beobachtungen sind, ich wiederhole es, gelegentlich gemacht. Zusammenhängende Beobachtungsreihen wurden nur bei der Kopulation der Mikrosporen, dem Verhalten der beiden

Schwärmertypen, der Bildung von Zoosporen aus wenigzelligen Keimlingen und dem Verhalten der Akinetenstadien gemacht.

Das in der beschriebenen Weise kultivierte *Stigeoclonium* bildete, und es steht dies in vollstem Einklange mit den Angaben Klebs', zuerst Makrozoosporen und später Mikrozoosporen (Zimmerkultur) aus, die sowohl morphologisch als auch entwicklungsgeschichtlich verschieden waren. Solche differenzierte Schwärmer bei *Stigeoclonium* werden schon von früheren Autoren angegeben. Ich glaube aber ebenfalls nicht, dafs die Cienkowski'schen Mikrogonidien identisch seien mit den Mikrozoosporen Klebs' und den erwähnten. — Der neueren Zeit gehören insbesonders die Angaben Iwanoffs[1]) an. Auf diese komme ich noch zurück. Josephine Tilden[2]) scheint ebenfalls differenzierte Schwärmer beobachtet zu haben, denn sie gibt an, dafs bei *Stigeoclonium flagellatum* im *Pilinia*stadium nur je vier Zoosporen, im *Stigeoclonium*stadium jedoch bis 16 Zoosporen in einer Zelle gebildet wurden. Es scheint wahrscheinlich, dafs es sich das erstemal um Makro-, das andere Mal um Mikrozoosporen handelte: dafür spricht die Zahl der in einer Zelle gebildeten Schwärmer und die Zeit ihres Auftretens. Auch der Chodat'sche Nachdruck einer Abbildung Tildens (Fl. alg. vert. d. Suiss. Pleurococc., 303) läfst dies schliefsen. — Leider gelang es mir nicht, die Tilden'sche Arbeit einzusehen.

Die Makrozoosporen berühre ich nur kurz. Sie entstanden in den Zellen der Seitenäste meist in der Einzahl, in den Zellen der Hauptäste (Wasserstämme Cienkowkis) gewöhnlich auch in der Zweizahl; sie hatten vier Geifseln, zwei kontraktile Vakuolen, ein schüsseliges, am Rande etwas lappiges Chromatophor, kurz sie glichen bis auf die Lage des Stigma ganz denen, die Klebs an *Stigeoclonium tenue* beobachtet hat. Die Mafse waren 12—16 µ in die Länge, 8—9 µ in die Breite. Ihre Bewegung war mehr eine ruhig fortgleitende; während derselben zeigten sie deutliche Metabolie. Sie schwärmten längere Zeit herum, um sich dann festzusetzen und auszukeimen. Leider ging ich der genauen Beobachtung der Art dieses Festsetzens nicht nach, — doch schien es mir, als ob sich der Schwärmer nicht mit dem Vorderende, sondern mehr seitlich verfestige. Die Keimung erfolgte rasch, das Stigma war an den Keimlingen an der

---

1) Leonin Iwanoff, Über neue Arten von Algen, Flagellaten usw. . . . (Bull. d. soc. imp. d. nat. d. Mosc. [1899] 423.)

2) Josephine E. Tilden, A contribution of the life history of *Pilinia dilula* Wood and *Stigeoclonium fasciculatum Kütz.* (Minnes. bot. stud, Bullet. 9 Pt. IX No. XXXVII 601—635.)

basalen Zelle, selten an der oberen Zelle zu bemerken, — eine Beobachtung, die schon Reinhardt an *Stigeoclonium* machte und die auch bereits öfters sowohl für *Stigeoclonium* als auch für *Draparnaudia* angegeben wird. Solche Fälle sind aber selten. Dem weiteren Wachstum ging ich nicht nach, — übrigens liegen ja zahlreiche Arbeiten von Berthold bis Fritsch vor.

Einige wenige Makrozoosporenkeimlinge zeigten auch jenes abnormale Verhalten, das schon Berthold bei *Chaetophora pisiformis* beobachtet hat, und das ich ebenfalls an einigen Keimlingen von *Draparnaudia glomerata* sah. Bei *Draparnaudia* gingen aber derartige Keimlinge aus der Mikrozoosporen-Ruhezelle hervor. — Die Keimlinge erreichten nur wenige Zellen, blieben etwas gedrungener als andere, — schliefslich trat der Inhalt der einzelnen Zellen als Zoospore (Makrozoospore) heraus, um sich auch wie eine solche weiter zu verhalten. Auch für *Chaetopeltis* wird ähnliches angegeben.

Die Mikrozoosporen waren den Makrozoosporen ähnlich, aber kleiner (sie mafsen nur 9—12 μ in die Länge und 5—6 μ in die Breite). Sie waren schmäler als die Makrozoosporen und verjüngten sich auch mehr gegen das hyaline Ende. Ich verweise des Näheren auf die beigegebenen Abbildungen. Ihre Bewegung war lebhafter und kaum als gleichmäfsig, vielmehr als recht ungleichmäfsig zu bezeichnen. Übrigens wurde ja das Treiben der Mikrozoosporen schon oft beschrieben.

Die Bewimperung der Schwärmer war konstant. Beide Arten von Schwärmern hatten immer vier Cilien. Die untersuchte Art stimmte also diesbezüglich mit dem von Klebs untersuchten *Stigeoclonium* überein. Es liegen nun in der Literatur Angaben vor, die den Anschein erwecken, als ob die Bewimperung der einzelnen Zoosporenformen nicht konstant wäre. So berichtet Cienkowski von zweiwimperigen Mikrozoosporen. Diese Schwärmer aber fallen nicht unter die beiden vorgenannten Schwärmersorten hinein. Ich komme auf sie noch zurück. Zweiwimperig bildet auch West[1]), Mikrozoosporen ab. Ich kann aber nicht entnehmen, mit welchen Schwärmern sie identifiziert werden sollen, — noch aber, ob die gegebenen Zeichnungen ganz auf eigener Beobachtung beruhen. Auffallend ist die Angabe Iwanoffs, der in seiner vorhin erwähnten Arbeit an den Makrozoosporen wie an den Mikrozoosporen seines *Stigeoclonium terrestre* nur zwei Wimpern beobachtet hat. Es ist dies ein Umstand,

1) West, British fresh-water Algae 86.

der um so mehr auffällt, da sowohl für die Gattung *Stigeoclonium* sonst keine derartige Makrozoosporen angegeben werden, als vielmehr in der ganzen Reihe der *Chaetophoraceae* nur für ganz wenige Gattungen *(Ulvella, Acrochaete)* zweiwimperige Makrozoosporen bekannt geworden sind. Die Gründlichkeit und Genauigkeit, mit der jedoch Iwanoff dieses *Stigeoclonium terrestre* und deren Reproduktion verfolgte, lassen keine Zweifel aufkommen darüber, dafs es sich wirklich um Makro- resp. Mikrozoosporen, nicht aber um die später zu besprechenden „Mikrogonidien“ (Cienkowski) handelt. Die Pflanze Iwanoffs weicht dadurch also bedeutend von den übrigen *Stigeocloniumarten* ab; auch die Lebensweise ist eine für ein *Stigeoclonium* auffallende. In meinen Vorarbeiten über den Polymorphismus einiger *Stigeocloniumarten* habe ich auch bereits die Pflanze Iwanoffs als subgenus *Iwanoffia* dem Genus *Stigeoclonium* untergeordnet, glaube aber fast, dafs es sich hier um ein eigenes Genus *(Iwanoffia)* handelt. Es scheint mir überhaupt, als ob in den jetzigen Umfang der Gattung *Stigeoclonium* einige Arten einbezogen würden, die trotz vegetativ paralleler Ausbildung dennoch verschiedener Herkunft sind.

Die Lage des Augenfleckes war nur relativ konstant. Innerhalb der Gattung sowie der ganzen Familie ist die Lage nicht bestimmt. Wohl werden in vielen Fällen die Schwärmerformen, abgesehen von ihrer weiteren Entwicklung, morphologisch auch durch die Lage des Stigmas mit charakterisiert. So liegt bei *Draparnaudia glomerata Ag.* der Augenfleck bei den Zoosporen im oberen Drittel des Körpers, bei den Mikrozoosporen in der unteren Hälfte. Hier ist auch die Gestalt des Augenfleckes eine in beiden Fällen verschiedene, wenn auch in gewissen Grenzen variabel und Mittelformen gebend. Bei *Stigeoclonium tenue Kütz.* ist nach Klebs der Augenfleck bei den Zoosporen ungefähr in der Mitte, bei den Mikrozoosporen in der unteren Hälfte gelegen, ähnlich wie bei *Draparnaudia.* Dagegen gibt Iwanoff für das *Stigeoclonium terrestre (Iwanoffia terrestris)* gerade das Umgekehrte an: die Makrozoosporen mit dem Stigma in der Mitte, die Mikrozoosporen mit dem Stigma in der oberen Hälfte, in der hyalinen Apikalzone.[1])

Bei den Schwärmern von *Stigeoclonium fasciculatum* war in sehr vielen Fällen in bezug auf die Lage des Stigma gar kein Unterschied vorhanden; im allgemeinen lag wohl das Stigma der Mikrozoosporen

---

1) Dieses entgegengesetzte Verhalten der Schwärmer in bezug auf die Lage des Stigma scheint für die oben geäufserte Ansicht über die Stellung dieser Pflanze zu sprechen.

ein wenig unter der Mitte, das der Makrozoosporen ein wenig ober derselben. Doch kamen zahlreiche Übergänge vor, so sehr, dafs von einer Konstanz in der Lage des Augenfleckes nicht die Rede sein konnte. Ähnliches war auch der Fall bei *Draparnaudia glomerata;* bei dieser Alge fanden sich Schwärmer vor von der Gröfse der Makrozoosporen und mit dem Stigma der Mikrozoosporen und umgekehrt, — hier fanden sich aber derlei Mittelformen wenig häufig. Auch bei einer *Stigeoclonium*form, die dem *Stigeoclonium flagelliferum* nahezustehen schien, sah ich gelegentlich ähnliches. Selbstverständlich ist hier ganz abzusehen von jener relativen Lageänderung des Stigma, die durch die Metabolie des Schwärmers hervorgerufen wird. Es scheint als ob sich die früheren Angaben über solche „Mittelformen" von Schwärmern noch teilweise bestätigen dürften, wenn auch durch die umfassenden Untersuchungen Klebs' ein Teil dieser Mittelformen aufgeklärt und als ganz bestimmte Schwärmertypen erkannt wurden. Auch Iwanoff fand bei seinem *Stigeoclonium terrestre* solche Übergangsformen. Der Frage nach der weiteren Entwicklung solcher intermediärer Schwärmerformen: ob sich die weitere Entwicklung proportional zu ihrer Mittelstellung abwickle, bin ich nicht nachgegangen. Iwanoff glaubt, dafs auch ihre Wachstumsweise eine intermediäre sei.

Die Mikrozoosporen schwärmen lange herum, dann verlieren sie ihre Bewegung, runden sich meist ab und bilden Dauerzellen, oder sie kopulieren in einigen wenigen, im Verhältnis zur Menge der asexuell zur Ruhe kommenden Mikrozoosporen, sogar sehr seltenen Fällen.

Kopulation von Mikrozoosporen ist unter den Gattungen der Chaetophoraceen, die mit *Stigeoclonium* nahe verwandt sind, bereits bekannt. Abgesehen von den Angaben über *Draparnaudia* und der über Mikrozoosporenkopulation bei *Endoclonium* [Franke[1])], liegen auch für *Stigeoclonium* Angaben von Schwärmerkopulation vor. Vor allem die Angabe Reinhardts[2]), der unter *Stigeoclonium*material grüne, unbewegliche Zellen beobachtete, die meist ⨯förmig verbunden waren und kopulierende Zoosporen darstellten. Ich kann dem Referat über diese Arbeit nicht entnehmen, ob er derlei Zoosporen auch schwärmend gesehen hat. Es scheint, als ob sich hauptsächlich darauf die verschiedenen Angaben in den einzelnen algologischen

1) Franke in Kohns Beiträge z. Biologie d. Pflanze III (1883) 365—375.

2) Reinhardt, Kopulation der Zoosporen bei *Chlamydomonas* ff. (Arbeit. d. naturf. Gesellsch. zu Charkow X.)

Floren und Werken stützen (Hansgirg, Prodr. d. Algenfl. v. Böhmen; De-Toni, Sylloge Algarum). In neuerer Zeit hat Iwanoff in seiner oben zitierten Arbeit einer interessanten Beobachtung Treboux Erwähnung gethan. Es handelte sich um die Kopulation viergeifseliger Mikrozoosporen unter Bildung sternförmiger Zygoten bei *Stigeoclonium insigne*. Leider blieb es bei dieser Erwähnung in der Iwanoffschen Arbeit. Ich bin O. Treboux für seine liebenswürdige Auskunft, sowie das so freundliche Entgegenkommen zu grofsem Danke verpflichtet.

In letzter Zeit gibt auch West in dem zitierten Werke die Kopulation von Schwärmern bei *Stigeoclonium tenue* an, und bildet auch derartige kopulierende zweiwimperige Gameten ab. Ich vermag nicht zu sagen, wie weit dies auf die früheren Angaben zurückgreift oder auf eigener Beobachtung beruht. Vielleicht greift West auch auf die Angaben zweiwimperiger „Mikrogonidien" zurück, die ich noch später berühre und für die auch Kopulation angegeben zu sein scheint, die aber nichts mit den Mikrozoosporen zu tun haben. Zweiwimperige Schwärmer wurden bislang (soweit ich die Literatur einsehen konnte und ich zitiert fand), abgesehen vom Iwanoff'schen *Stigeoclonium terrestre,* das auch zweiwimperige Makrozoosporen bildet und, wie früher erwähnt, wohl kaum ein *Stigeoclonium* ist, nur in einem ganz anderen vegetativen Stadium von *Stigeoclonium* beobachtet, dem die West'sche Zeichnung jedoch nicht entspricht.

Es scheint mir hier am Platze zu sein, meine Beobachtungen über Mikrozoosporenkopulation bei *Stigeoclonium fasciculatum Kütz.* anzuführen. Die Kopulation der Mikrozoosporen erfolgt, wie vorhin erwähnt, sehr selten; es gelang nur sechsmal dieselbe unzweifelhaft und vollständig zu sehen. Die Kopulation erfolgte nicht bald nach dem Austritte aus der Mutterzelle, vielmehr schwärmten die Schwärmer schon längere Zeit herum. Oft legten sich zwei Mikrozoosporen aneinander — um dann wieder voneinander zu gehen. Die Kopulation erfolgte unregelmäfsig. Die Beobachtung Reinhardts, dafs sich die Gameten verschiedenartig aneinander legen, bestätigte sich vollständig. In der Mehrzahl der wenigen beobachteten Fälle erfolgte die Kopulation derartig, dafs sie sich zuerst mit den hyalinen Vorderenden von vorne berührend kopulierten, andere lagerten sich schief oder ganz seitlich aneinander. Ein einzigesmal sah ich, jedoch nicht vom Beginn der Kopulation an, dafs sich die Gameten mit dem stumpfen Ende aneinandergelagert hatten und von hier aus kopulierten. Im ersten und wahrscheinlich auch in diesem letzten Falle hörte die Bewegung be-

reits beim Beginn der Kopulation auf, — abgesehen davon, dafs die Gameten zuvor und in den ersten Stadien des Aktes gröfsere Metabolie zeigten. In den Fällen seitlicher und schiefer Kopulation erfolgte noch ziemlich lange, einmal fast während der gröfsten Dauer des Geschlechtsaktes Bewegung, die aber dann immer mehr und mehr aufhörte. Der Kopulationsakt dauerte ziemlich lange, doch nicht so lange wie bei den trägen, cilienlosen, fast amöboiden Gameten von *Draparnaudia glomerata,* wo sie stundenlang dauern kann. Die kürzeste Zeit war ungefähr 12 Minuten, die längste $1^1/_4$ Stunden. Von Beginn der Kopulation an verändert der Gamet sein Aussehen. Die Inhaltskörper verlieren ihren differenzierten Charakter, der Gamet wird förmlich mehr körnig, seine Oberfläche mehr rauh, das Chromatophor trübt sich stellenweise und verliert dabei öfters die scharfe Begrenzung. Das Stigma tritt jedoch immer recht scharf hervor und wird nur durch Lageveränderung des Gameten undeutlicher. Diese Veränderungen nehmen zu, je weiter der Kopulationsakt vorschreitet. Die Vakuolen sind bald nach Beginn der Kopulation nicht mehr wahrzunehmen. Die Verschmelzung beider Gameten, die anfangs ziemlich langsam vor sich geht, verläuft gegen das Ende ziemlich rasch. Schliefslich rundet sich das Ganze ab und nimmt kugelige Gestalt an; die beiden Augenflecke sind jedoch noch ziemlich lange scharf sichtbar. Es bildet sich dann eine deutliche Membran aus, mit deren zunehmender Verdickung die Augenflecke mehr und mehr undeutlich werden. Die Rotfärbung, die bei den Zygoten und Ruhestadien von Schwärmern anderer Chaetophoraceen oft ziemlich rasch eintritt, machte sich nur langsam und allmählich bemerkbar, bis sie schliefslich das Erkennen irgendwelcher Details in der Zygote unmöglich machte. Die fertige Zygote ist kugelig, sie zeigt keine Membranskulptur. Der Gestalt nach weicht sie demnach von den Zygoten des *Stigeoclonium insigne,* die Treboux beobachtet hat, ab. Es wäre interessant den Zygotenformen innerhalb der einzelnen „Arten“ von *Stigeoclonium* nachzugehen. Die fertige Zygote war etwas gröfser als die Ruhestadien der Mikrozoosporen; doch war dieser Umstand nicht dergestalt auffällig, um an der jeweilig vorliegenden ruhenden Zelle die Art ihrer Herkunft sicher feststellen zu können. Daher war es mir auch unmöglich, den weiteren Schicksalen der Zygote nachzugehen, sowie ich auch nichts Sicheres über die Art der Keimung und der Keimlinge sagen kann. Ich glaube aber, dafs sie kaum von Mikrozoosporenkeimlingen viel abweichen werden, da mir sonst unter diesen doch vereinzelte Keimlinge aufgefallen sein müfsten.

Die Ruhezellen, die von unkopulierten Mikrozoosporen stammten, keimten nach längerer Zeit, und zwar sehr verschiedentlich der Zeit nach, aus. Entweder klappte die verdickte, oft gebräunte Membran auf und der Inhalt entwickelte sich zum Keimling, oder die Ruhe-

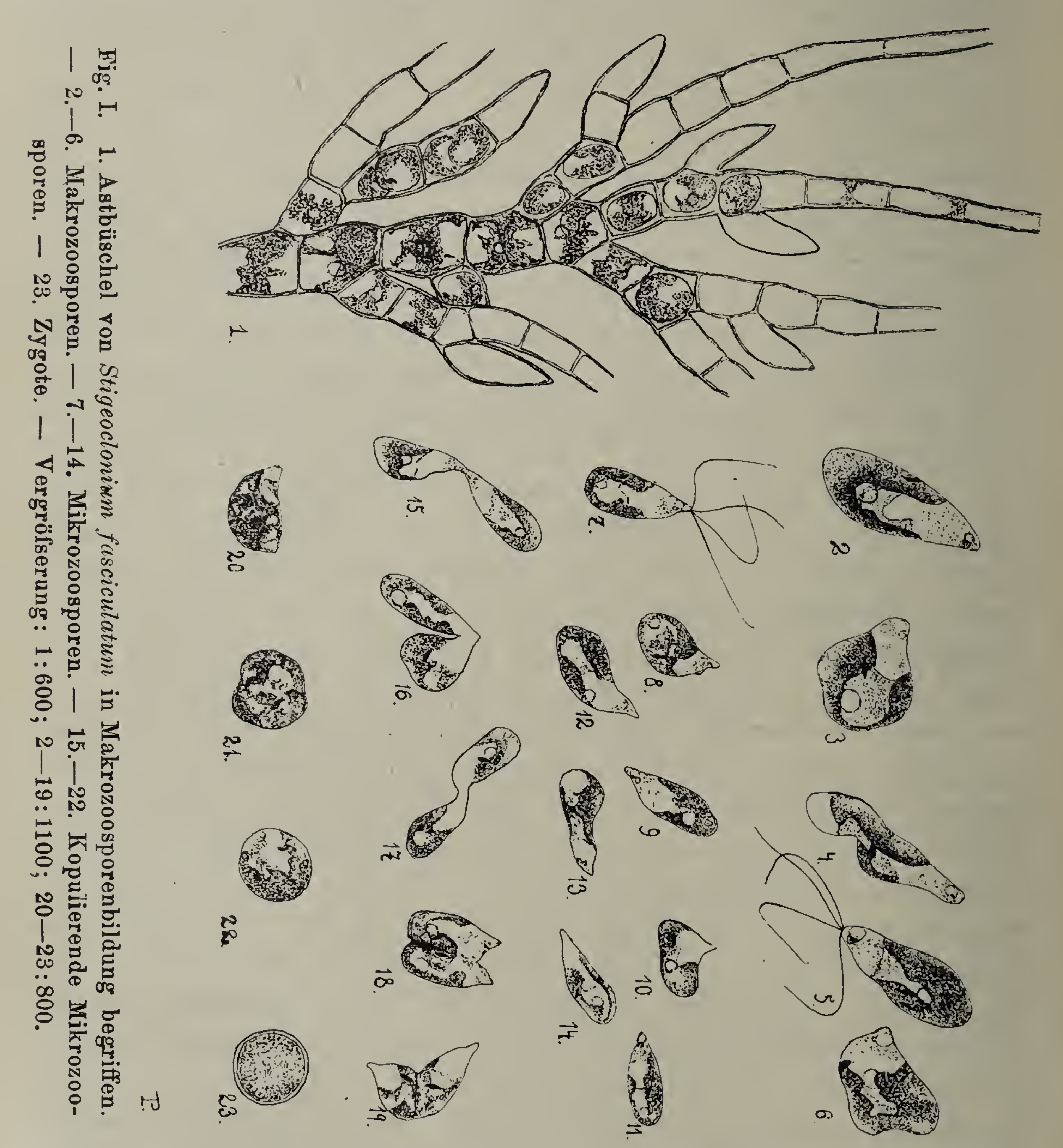


Fig. I. 1. Astbüschel von *Stigeoclonium fasciculatum* in Makrozoosporenbildung begriffen. — 2.—6. Makrozoosporen. — 7.—14. Mikrozoosporen. — 15.—22. Kopulierende Mikrozoosporen. — 23. Zygote. — Vergröfserung: 1:600; 2—19:1100; 20—23:800.

zelle wuchs — dies war nur bei solchen der Fall, die noch keine gar dicke Mebran gebildet haben, also nach verhältnismäfsig kurzer Ruhe — zu einem Keimling aus, ähnlich wie ich sie für *Draparnaudia* [1]) seinerzeit angab. Der weiteren Entwicklung der Keimlinge

---

1) Pascher, Kleine Beiträge zur Kenntnis unserer Süfswasseralgen, I (Lotos, 1904, Nr. 7, Prag).

ging ich nicht nach; einesteils liegen dafür gründliche und ausführliche Arbeiten vor, anderenteils gingen mir auch die Keimlinge, kaum dafs sie eine bedeutendere Entwicklung zeigten, zugrunde. Der Grund dafür, glaube ich, liegt in der Art meiner Kulturen. Ich glaube, dafs die Keimlinge annähernd der ersten Keimungsform, die Berthold[1]) für *Stigeoclonium* angibt, entsprechen.

Eine merkwürdige Angabe macht Iwanoff in seiner oben genannten Arbeit über Keimlinge, die aus den Mikrozoosporen hervorgingen. Die Ruhestadien keimten, wie er angibt, zu wenigzelligen Keimlingen aus und bildeten eine Art „Akineten"-Stadium. Solche Akinetenstadien fand er auch an alten *Stigeoclonium*fäden. Über das

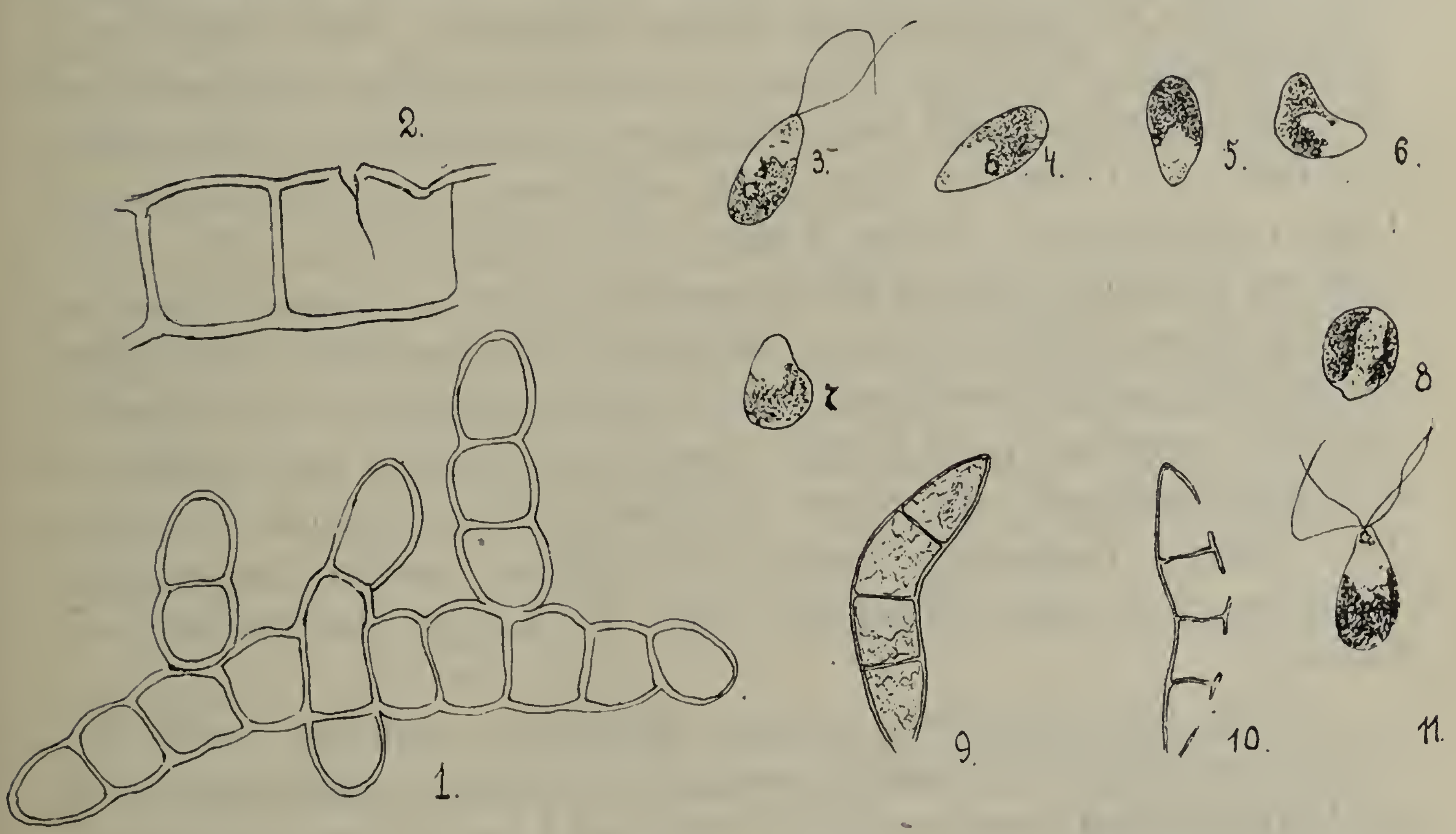


Fig. II. 1. „Akineten"-Stadium aus einer Mikrosporenruhezelle hervorgegangen. — 2. Zelle dieses Stadiums, aus welcher zweiwimperige Schwärmer (3., 4., 5., 6., 7, 8.) hervorgegangen sind. — 9., 10. Wenigzellige Makrozoosporenkeimlinge, aus denen wieder (11.) Makrozoosporen hervorgegangen. — Vergröfserung: 1:600; 2:2×700; 3—7:800; 9, 10:500—600; 11:600.

weitere Verhalten derlei Akineten spricht sich jedoch Iwanoff nicht aus. Solche Akinetenbildungen fand ich nur zweimal unter sämtlichen, von mir gesehenen Mikrozoosporenkeimlingen und zwar in solchen, die ich in einer recht seichten Uhrschale kultivierte. Die da gesehenen Formen entsprachen auch, nach den Handzeichnungen

1) Berthold, Untersuchungen über die Verzweigung etc. (Nov. Act. Leopold., XL, 169—230.)

davon, ungefähr den Iwanoff'schen Abbildungen. Der eine Keimling ging mir verloren, den andern Keimling konnte ich jedoch beobachten. Die Zellen hatten bereits eine rötliche Farbe, die jedes Erkennen von detaillierten Inhaltskörpern unmöglich machten, ähnlich wie es bei encystierten Mikrozoosporen der Fall ist. Die Zellen waren etwas bauchig; sie schwollen dann noch ein wenig an, erhielten einen Rifs und es traten Zoosporen heraus und zwar zu vieren, die jedoch nur zweiwimperig waren. Sie schwärmten ziemlich lange herum, um sich dann abzurunden und bewegungslos zu werden. Die Ruhezellen nahmen, trotzdem ich sie stundenlang beobachtete, keine Membranverdickung an, die Membran blieb fast unmerklich dünn; ich schliefse daraus, dafs sie wahrscheinlich direkt auskeimen, ohne vorher encystierte Stadien zu liefern, ähnlich wie es bei den Mikrozoosporen von *Draparnaudia* und auch beim *Stigeoclonium facsiculatum* gelegentlich der Fall ist. Diese Schwärmer, die aus diesem Akinetenstadium austraten, mafsen 13 μ in der Länge, 7 μ in der Breite. Sie waren nicht so gestreckt wie die Mikrozoosporen, denen sie aber in der Art der Bewegung ähnlich waren. Das Stigma lag ungefähr in der Mitte und sprang nicht leistenförmig vor. Das Chromatophor war schüsselig, ungleich vorgezogen, am Rande etwas lappig und wie bei den Makro- und Mikrozoosporen mit einem ziemlich grofsen Pyrenoid versehen. Das hyaline Vorderende zeigte die üblichen beiden kontraktilen Vakuolen und zwei Wimpern, die die Länge des Schwärmers hatten.

Diese Schwärmerform scheint identisch zu sein mit jenen, die Cienkowski[1]) in der unten angegebenen Arbeit angibt und die er als Mikrogonidien bezeichnet. Cienkowski hat die direkte Keimung dieser Mikrogonidien beobachtet. Das taten allerdings diese Schwärmer bei *Stigeoclonium fasciculatum* nicht, doch liefse sich ihr Verhalten in dieser Richtung deuten.

Ob die Gameten, die Reinhardt beobachtet hat, hieher zu ziehen sind, ist fraglich.

Von späteren Angaben scheint mir nur die interessante Arbeit Tildens wichtig, die aus dem Palmellastadium von *Stigeoclonium flagelliferum* Schwärmer hervorgehen sah, die kopulierten; leider kann ich nicht sagen, ob diese Schwärmer identisch sind mit den von

---

1) Cienkowski, Über den Palmellenzustand bei *Stigeoclonium*. (Bot. Ztg. 1876, 17—26.) — Zur Morphologie der Ulothricheen. (Mel. biol. Bull. Ac. d. St. Petersburg IX, 531—572.)

Cienkowski beobachteten und den oben erwähnten. Interessant ist aber auch, dafs Cienkowski in seiner genannten Arbeit (Taf. I Fig. 17) einen Schwärmer abbildet, der vier zu je zwei polarstehende Wimpern besitzt, der aber grofse Ähnlichkeit zeigt mit Gameten, die mit dem stumpfen Ende zu kopulieren begannen.

Schwärmer, die nur mit zwei Wimpern versehen sind und eine gewisse Ähnlichkeit haben mit „Mikrogonidien", bildet West im genannten Werke ab und zwar im Stadium des Austrittes und im Kopulationsakt. Er läfst sie aber aus normal vegetativen Zellfäden entstehen, ein Umstand, der weder mit den Beobachtungen Cienkowskis noch mit den meinen übereinstimmt. Ich fand, abgesehen von den Angaben Iwanoffs[1]), keine Angaben über zweiwimperige Mikrozoosporen in der Literatur. Sicher scheint mir jedenfalls, dafs bei einigen *Stigeoclonium*arten zweiwimperige Zoosporen im normalen vegetativen Stadium nicht gebildet werden.

Neben diesen angegebenen Schwärmern und Stadien fanden sich bei *Stigeoclonium fasciculatum* vereinzelte Aplanosporen. Auch bei *Stigeoclonium fasciculatum* stellen sie, wie bei anderen Stigeoclonien und auch bei *Draparnaudia* Mikrozoosporen vor, die bereits innerhalb der Mutterzellen zur Ruhe kommen. Es erfolgte hie und da nicht einmal eine bedeutende Encystierung, vielmehr keimten oft derartig kaum encystierte Formen in der Mutterzelle aus.

Palmellazustände sah ich an dieser *Stigeoclonium*art nicht, halte sie aber recht wohl für möglich.

Es ist vielleicht angezeigt, eine kurze Zusammenfassung über die Reproduktionsverhältnisse durch Zoosporen bei *Stigeoclonium*, soweit wir sie jetzt kennen, zu geben. Es findet wohl allgemein Makrozoosporenbildung statt, diese sind vierwimperig und keimen direkt aus. Die Mikrozoosporen werden wie die Makrozoosporen aus den normalvegetativen Stadien gebildet, sie sind ebenfalls vierwimperig, bilden vor ihrer Keimung Dauerstadien mit oft beträchtlich gekürzter Ruhezeit; in seltenen Fällen kopulieren sie. Zweiwimperige Zoosporen werden aus Dauerstadien gebildet (Akineten- oder Palmellastadium); diese keimen direkt aus (ob immer?) (auch Kopulation scheint für sie angegeben zu sein). Aufserdem liegen Angaben von Bildung zweiwimperiger Gameten aus den vegetativen Stadien vor, diese verdienen noch genauestens geprüft zu werden. Die Aplanosporen sind Modifikationen der Mikrozoosporen.

---

1) Vgl. das oben über diese Pflanze Gebrachte.

In phylogenetischer Beziehung geben diejenigen Formen von „*Stigeoclonium*", die Zoosporen und (gelegentlich) kopulierende Mikrozoosporen bilden ein interessantes Mittelglied zwischen *Ulothrix* und der höchst entwickelten isogamen Chaetophoracee *Draparnaudia*. Bei jener haben wir hauptsächlich dreierlei Schwärmer, die aus den normalen vegetativen Zuständen entstehen können: vier vierwimperige Makro- und Mikrozoosporen, erstere direkt auskeimend, letztere Ruhestadien liefernd und nicht kopulierend; ferner zweiwimperige Isogameten. Bei *Draparnaudia* ist die Bildung solcher zweiwimperiger Zoosporen (Gametosporen) vollständig unterdrückt, wir haben nur vierwimperige Makro- und Mikrozoosporen, erstere direkt auskeimend, letztere Ruhestadien liefernd oder gelegentlich als Gameten dienend.

Das *Stigeoclonium fasciculatum* scheint nun eine Mittelstellung zwischen beiden vorgenannten Algen einzunehmen. Die Makrozoosporen sind rein vegetativ. Die Mikrozoosporen dienen aber bereits als Träger geschlechtlicher Fortpflanzung, doch nur in seltenen Fällen; ähnlich wie bei *Draparnaudia* ist auch hier der Zweck der Mikrozoosporen Vermehrung unter ungünstigen äufseren Umständen. Die Bildung zweiwimperiger Zoosporen (ich möchte sie hier kaum „Gametozoosporen" nennen) scheint hier auf ein „Dauer"-Stadium beschränkt zu sein — das Akinetenstadium. Kopulation solcher zweiwimperiger Zoosporen ist sicher selten, — ich halte sie für unwahrscheinlich. Diese zweiwimperigen Zoosporen gehen nur aus Dauerstadien hervor. Auch die Beobachtungen Klebs, der aus dem vegetativen Zustande von *Stigeoclonium tenue* nie zweiwimperige Zoosporen hervorgehen sah, sowie die Angaben Cienkowskis sprechen, abgesehen von meinen Beobachtungen, dafür. Es erscheint also, als ob im Verlauf der fortschreitenden morphologischen Differenzierung und Entwicklung in jener Reihe von Algen, in der *Ulothrix* das Anfangs-, *Draparnaudia* das Schlufsglied bildet, eine Reduktion der Schwärmertypen erfolge, ganze Schwärmertypen schliefslich ausgeschaltet würden und ihre Funktion von einem anderen Typus, der diese Funktion eigentlich nicht besitzt, übernommen würde. Wir kennen nur das Endglied dieser Reduktion und einige Zwischenglieder.

Leider kenne ich die Tilden'sche Arbeit nicht; daher ist mir die Morphologie der Gameten, die sie aus dem Palmellazustande hervorgehen sah, unbekannt. Waren es zweiwimperige Zoosporen, echte Gametozoosporen wie bei *Ulothrix*, so schiebt sich ihr *Stigeoclonium flagelliferum* zwischen *Ulothrix* und unserem *Stigeoclonium* ein, deswegen, weil derlei Gameten nur mehr blofs im Palmella-

stadium gebildet würden. Waren es jedoch vierwimperige Zoosporen, die kopulierten, so reiht es sich zwischen unserem *Stigeoclonium* und *Draparnaudia* ein.

Mifs Josephine Tilden stellte mir in liebenswürdigster Weise ein Separat ihrer wertvollen Arbeit zur Verfügung, das jedoch nach Drucklegung der vorliegendenden Abhandlung einlief. Es sei hier nur kurz erwähnt, dafs die kopulierenden Gameten bei *Stigeoclonium flagelliferum* zweiwimperig sind und sich mit den an *Stigeoclonium fasciculatum* beobachteten, sowie den Cienkowski'schen Mikrogonidien morphologisch decken. Auch hier erfolgt die Kopulation unregelmäfsig. Dieses *Stigeoclonium* hat demnach seine Stellung vor unserem *Stigeoclonium*. Es sei mir gestattet, hier Fräulein Tilden für ihre Liebenswürdigkeit zu danken.

Intermediär zwischen *Ulothrix* und *Stigeoclonium fasciculatum* wäre auch das *Stigeoclonium,* das West in seiner genannten Flora abbildet. Für den Fall der Richtigkeit der Beobachtung stellen sich diese Formen (vorausgesetzt, dafs vierwimperige Mikrozoosporen ganz fehlen), bezüglich ihrer Vermehrung als eine ganz eigene Reihe innerhalb des Genus dar. Sind Mikrozoosporen aber vorhanden, so reiht es sich glatt an *Ulothrix* an. Ganz aufserhalb aller Formen steht das *Stigeoclonium terrestre Iw. (Iwanoffia).*

Es scheint mir daher sicher, dafs wir innerhalb des Genus *Stigeoclonium* in der Form der Reproduktion Übergänge zwischen *Ulothrix* und *Draparnaudia* vor uns haben, — Übergänge, deren einzelne Phasen, wenn genügend klargelegt, sicher bessere Gesichtspunkte zur Klassifikation der einzelnen Formen in die Hand geben, als die sind, nach denen wir jetzt die Einteilung dieser Gattung vornehmen. Doch darüber mehr, wenn meine Untersuchungen über *Stigeoclonium* abgeschlossen sind.

Für die Tatsache, dafs bei den morphologisch höchstentwickelten Gattungen der isogamen Chaetophoraceen *Stigeoclonium* und *Draparnaudia* die geschlechtliche Fortpflanzung selten erfolgt, dafür ergeben sich schon innerhalb des Reiches der Grünalgen Parallelismen, die uns eine derartige Reduktion bei fortschreitender vegetativer Entwicklung zeigen.

Prag, Deutsches botanisches Institut, Mai 1905.

Karl Wilhelm Naegeli und Mathias Jakob Schleiden in den Jahren 1841—44.

Mit elf ungedruckten Briefen des ersteren.

Von **Dr. Adolf Kohut.**

Am 5. April 1904 hatte sich aufs neue die Aufmerksamkeit auf den verdienstvollen Botaniker Mathias Jakob Schleiden gerichtet, da damals ein Jahrhundert seit der Geburt des trefflichen Gelehrten, Forschers und Schriftstellers verstrichen war und die Welt sich dessen aufs neue erinnerte, dafs, obschon er zahlreichen Irrtümern in seinen Theorien unterworfen war und die Wissenschaft über manche Ergebnisse seiner Forschungen längst zur Tagesordnung übergegangen ist, er dennoch als „Anreger" auf dem Gebiete der Botanik für immer einen namhaften Platz behaupten wird. Als ein solcher „Anreger" zeigte er sich in seinen Beziehungen zu dem genialen Botaniker Karl Wilhelm Naegeli — geboren 27. März 1817 in Kilchberg bei Zürich und gestorben am 10. Mai 1891 in München —, dessen grundlegendes Wirken und epochemachende Schriften auf dem Gebiete der Botanik ihn zu einem der gröfsten Forscher und Denker auf dem Felde der Naturwissenschaft stempeln. Für die Leser dieser Zeitschrift wäre es überflüssig, auf die Bedeutung Naegelis eingehender hinzuweisen. Man weifs, dafs er der Morphologie eine streng entwicklungsgeschichtliche Grundlage gegeben, dafs er die neue Zellenlehre zum Ausgangspunkt der Morphologie machte und namentlich auch die Zellenbildung und die Molekularstruktur der einzelnen Organe der Zellen untersuchte, dafs er die Algen in systematisch-deskriptivem Sinne behandelte und überaus wertvolle Untersuchungen über Phanerogamengattungen anstellte, bei denen die Artbegrenzung wegen des Vorkommens von Hybriden oder „kleinen" Arten der Systematik Schwierigkeiten bereitete, und dafs er bei den Hieracien zur Aufstellung von Zwischenarten gelangte, deren Entstehung durch Transmutation der Arten er als einen in dieser Gattung noch gegenwärtig fortdauernden und zugleich von Standortsverhältnissen abhängigen Prozefs nachwies. Auch seine Forschungen auf dem Felde der Bakteriologie und der Gärung sind hochbedeutsame und sichern ihm einen klangvollen Namen. Mit Recht sagt Ernst Wunsch-

mann in seiner lichtvollen Abhandlung über Karl Wilhelm Naegeli[1]), worin namentlich die Stellung des ausgezeichneten Mannes als Naturforscher im allgemeinen und als Botaniker insbesondere eingehend beleuchtet wird: „Schlicht war die Bahn des äufseren Lebens, die der Geschiedene gewandelt, aber um so tiefer die Spuren, die seine geistige Wirksamkeit in der Wissenschaft und nicht blofs in der botanischen hinterlassen hat. Ein Forscher von seltenem Scharfsinn, von ungewöhnlicher Tiefe des Geistes ist mit Naegeli dahingegangen. Wohl mag die Zahl seiner Publikationen hinter denen mancher Vorgänger und Zeitgenossen zurückstehen, wohl mag auch anderen eine gleiche Vielseitigkeit des Wissens zukommen, an wissenschaftlicher Tiefe der Bildung aber, an strenger Methodik der Forschung und kritischem Urteile steht er unter den Naturforschern des (19.) Jahrhunderts in allerersterReihe." Und S. Schwendener in Berlin, Naegelis Schüler in Zürich und späterer Assistent in München, sowie Mitarbeiter an manchen wissenschaftlichen Werken des Meisters, hebt in seinem Nachruf, den er zur Charakteristik Naegelis verfafst hat[2]), hervor, dafs ein streng mathematischer Zug, die logische Schärfe des Gedankenganges und die Neigung zu naturphilosophischer Kalkulation den Schriften Naegelis eigentümlich seien. In der logischen Verknüpfung der tatsächlichen Vorgänge liege der grofse Reiz, den seine Werke bei der Lektüre gewähren, wodurch sie eine vollendete Durchsichtigkeit erhalten und, sobald man die Prämissen als richtig anerkenne, auch stets zu überzeugen vermögen. Aufser den genannten sei noch auf die vorzüglichen Nekrologe und die wissenschaftlich-biographisch-kritischen Abhandlungen H. Cramers und Karl Goebels über Naegeli hingewiesen. Ein genaues Verzeichnis der sämtlichen Werke und Abhandlungen desselben finden wir in der schon genannten Abhandlung Wunschmanns, nur müfste dasselbe noch ergänzt werden durch die aus dem Nachlafs des Meisters von S. Schwendener im Jahre 1893 herausgegebene und von C. Cramer durch einen Nachtrag ergänzte Schrift, betitelt: „Über oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen", Zürich, Druck von Zürcher & Furrer, in den „Neuen Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften", Bd. XXXIII.

---

1) Wissenschaftliche Beilage zum Programm der Charlottenschule zu Berlin, Ostern 1893. Auch im Buchhandel erschienen, Berlin 1893, R. Gaertners Verlagsbuchhandlung.

2) Berichte der Deutschen Botan. Ges., Bd. 9 Jahrg. 1892.

Die Selbständigkeit und Originalität der Forschung und das unabhängige kritische Urteil betätigte Naegeli jedermann und also auch seinem ihm ursprünglich als Mensch und Forscher so sympathischen Lehrer Jakob Mathias Schleiden gegenüber. Wir wissen, dafs Naegeli im Frühjahr 1839 an der Genfer Universität studierte, um A. Pyr. de Candolle zu hören, dort wandte er sich theoretisch und praktisch der Botanik zu und erlangte auf Grund seiner Promotionsschrift: „Die Cirsien der Schweiz", die er seinem Lehrer Oswald Heer gewidmet hatte, am 18. Mai 1840 die Würde eines Doktors der Philosophie.[1]) Von Genf aus ging er im folgenden Sommer nach Berlin, um Hegel zu hören, doch behagte ihm der eigentümliche Geistesflug dieses scharfsinnigen, aber auch rabulistischen Theoretikers absolut nicht. Wie er selbst angibt, konnte er „in den vorgetragenen Abstraktionen mit dem besten Willen nichts Verständliches und Vernünftiges finden". Daher ging der junge Gelehrte nach Jena, um unter Jakob Mathias Schleiden praktische Mikroskopie zu treiben. Anfang der 40er Jahre des vorigen Jahrhunderts erfreute sich Schleiden in der botanischen Welt grofsen Rufes. Seit 1839 Professor der Botanik in Jena veröffentlichte er 1842 seine „Grundlage der wissenschaftlichen Botanik", worin er bekanntlich auf Grundlage der Kant-Fries'schen Philosophie der Botanik eine wissenschaftliche Grundlage zu geben suchte, bemüht, die Botanik als induktive Wissenschaft auf eine höhere Stufe zu stellen, den Gesichtskreis erweiternd und der Forschung ein grofses Ziel setzend. So zog er denn eine ziemlich bedeutende Zahl hochbegabter und strebsamer junger Botaniker nach Jena, die zu den Füfsen des Meisters safsen. Der gröfste unter diesen, der allerdings bald den Ruf seines Lehrers durch seinen glanzvollen Namen verdunkeln und durch seine Forschungen in den Schatten stellen sollte, war Naegeli. 1½ Jahre hielt er sich in Jena auf, ohne indessen für seine wissenschaftliche Vertiefung viel zu gewinnen, da seine strenge Methodik der weniger ernsten Lehrweise Schleidens bald überlegen wurde; aber immerhin wirkten die Lehren, Anregungen und der persönliche Umgang Schleidens in vielfacher Beziehung befruchtend und fördernd auf den Jüngling.

Es dürfte daher unsere Leser, zumal die Jugendgeschichte Karl Wilhelm Naegelis keineswegs so bekannt ist wie seine spätere Daseinsepoche, als er auf der Höhe der Wissenschaft und des Ruhmes

1) Bekanntlich ernannte ihn 14 Jahre später, am 5. Dezember 1854, die Medizinische Fakultät der Universität Freiburg i. Br. auch zum Doktor der Medizin.

stand, interessieren, diese Beziehungen zwischen dem Jünger und dem Meister kennen zu lernen. Durch die Liebenswürdigkeit des Schwiegersohnes Schleidens, des Senatspräsidenten am Berliner Oberverwaltungsgericht Ph. Freytag, sind mir aus dem Nachlafs seines Schwiegervaters elf Briefe Naegelis, die dieser in den Jahren 1841—1844 an Schleiden gerichtet hatte, zur Veröffentlichung übergeben worden. Diese Zuschriften, die hier dem Wortlaut nach folgen, sind meines Erachtens nicht allein für die Biographie des jungen Botanikers, sondern zugleich auch für die botanische Wissenschaft von hohem Interesse, denn in ihnen werden bedeutsame botanische Fragen und Probleme behandelt, die noch jetzt von allgemeinem Wert sein dürften.

Nicht minder lehrreich sind diese Briefe zur Entstehungsgeschichte der „Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik“ von J. M. Schleiden und Karl Naegeli“ [1]), von der bekanntlich alles in allem leider nur vier Hefte erschienen sind.

Zu meinem Bedauern ist der mir übergebene Briefwechsel nicht vollständig. Er beginnt mit dem 9. Juli 1841 und endet mit dem 22. Mai 1844; auch ist ein Brief undatiert und unvollständig.

Wie mir Frau Präsident Freytag mitteilt, sollen auch noch später einige Briefe zwischen den beiden Forschern gewechselt worden sein. Doch sind diese verloren gegangen. Rege war die Korrespondenz gewifs nicht mehr, da Schleiden zu seinem Entsetzen bemerken mufste, dafs der Schüler in seinen Untersuchungen und Forschungen auf botanischem Gebiete einen anderen Weg einschlug als der Meister, ja dafs er sogar in so mancher Abhandlung und selbständigen Schrift zahlreiche Einzelforschungen Schleidens, die vor der Wissenschaft nicht mehr Stand halten konnten, wenn auch in liebenswürdiger und verbindlicher Form, aufs entschiedenste bekämpfte. Schleiden, eine durchaus polemische Natur, der nicht gern auf Details einging und den überdies der anfänglich grofse Name, den er sich als Botaniker gemacht hatte, zur Unduldsamkeit verleitete, nahm die Auseinandersetzungen Naegelis begreiflicherweise mit gemischten Empfindungen auf, und so lockerten sich allmählich die freundschaftlichen Beziehungen zwischen beiden. Vom psychologischen Standpunkt aus ist dies sehr zu begreifen; denn höher als der Mensch stand bei all der edlen, humanen und pietätvollen Gesinnung, die Naegeli allezeit auszeichnete, für ihn der Forscher. Aus diesem Grunde allein äufserte

1) Zürich, Orell Füfsli u. Co. 1844—46.

sich später der Schüler über die botanischen Studien, Untersuchungen und wissenschaftlichen Ergebnisse des Meisters in scharf absprechender Weise.

Im übrigen mufs hier ausdrücklich hervorgehoben werden, dafs Naegeli die Freiheit und die Unabhängigkeit des wissenschaftlichen Standpunktes schon in einer Zeit hervorgehoben hat, als seine persönlichen und brieflichen Beziehungen zu Schleiden noch die intimsten waren. Ja, wir machen dabei die interessante und eines gewissen Humors nicht entbehrende Beobachtung, dafs er sogar in seiner eigenen, d. h. in der gemeinsam mit Schleiden herausgegebenen „Zeitschrift für Botanik" das System des Mitarbeiters in vielen Punkten in ziemlich abfälliger Weise besprach und bekämpfte. [1])

Ich lasse nun die Briefe Nägelis an Schleiden in chronologischer Reihe folgen.

Der erste Brief, datiert von Kirchberg, dem Heimatorte Nägelis, wo dieser auch vor seiner 1842 erfolgten Habilitation an der Universität zu Zürich wohnte, ist vom 9. Juli 1841 datiert. Die darin erwähnte Monographie erschien erst 1841 in Neu-Chatel. Die im herzlichsten und pietätvollen Ton gehaltene Zuschrift, die zugleich die bedeutsamen Ansichten Nägelis über die Entwicklung der Pollen enthält, hat folgenden Wortlaut:

Kilchberg, den 9. Juli 1841.

Hochverehrtester Herr Professor!

Sie haben mir die Erlaubnifs gegeben, ferner in schriftlicher Verbindung mit Ihnen bleiben zu dürfen. Ich würde davon noch nicht Gebrauch gemacht haben, wenn ich nicht genöthigt wäre, mich mit einer Bitte an Ihre Gefälligkeit zu wenden, mit der ich denn gleich den Anfang machen will. Letzten Winter hat Herr Joseph v. Planta von Samaden im Canton Graubündten seine Studien in Jena vollendet. Am 29. März schrieb er von Dresden aus, am 16. April von Basel an seine Familie. Von diesem Augenblicke an erfuhr sie nichts mehr von ihm. Ein Verwandter von ihm reiste nach Basel, konnte aber daselbst keine weitere Spur von ihm entdecken, als dafs er seinen Nahmen im Fremdenbuche des Gasthofes fand. In Zürich wandte sich derselbe an Herrn Prof. Heer; und Herr Heer hat mich gebethen, wo möglich in Jena Erkundigungen nach dem Vermifsten einzuziehen. Ich kann mich nur an Ihre Güte wenden; und ich hoffe Ihnen so wenig Mühe als möglich zu machen. Der Pedell weifs

---

1) S. Zeitschrift für wissensch. Botanik 1. Heft pag. 21 ff.

Planta's Hausleute und kann von diesen seine Freunde erfahren; von letztern ist vielleicht etwas näheres über sein Leben in Jena, seinen Reiseplan, seine Absichten für die Zukunft zu vernehmen, oder irgend etwas, das über sein plötzliches Verschwinden Aufschlufs geben könnte. Alles das, wenn sie nicht vielleicht zufällig einen Studenten kennen, mit dem Planta in näherm Umgang stand, wird der Pedell besorgen können; — die betreffende Familie wird Ihnen für Ihre Mühe Dank wissen. —

Nachdem ich Sie in Jena verlassen hatte, reisten wir ohne Aufhalt nach der Heimath. Kölliker seinem Examen entgegen, ich um eine Arbeit für die naturforschende Gesellschaft der Schweitz, die sich in Zürich versammeln wird, anzufangen. Ich hatte noch in Jena vernohmen, dafs sie schon in den ersten Tagen des August zusammenkommen würde. Nach einigen preliminären Untersuchungen, nahm ich mir vor genau die Entwicklung des Pollen zu verfolgen. — Ich erlaube mir Ihnen hier in Kürze meine einstweilige Resultate mitzutheilen; — vielleicht dafs Sie mir schon jetzt das eine und das andere aus Ihrem reichen Erfahrungsschatze berichtigen können, indem ich Sie, gemäfs Ihrem Versprechen, mich auch aus der Ferne mit Rath zu unterstützen, angelegentlich bitte.

Der früheste Zustand der Antheren, die ich untersuchte, zeigt mir ein gleichförm. parenchym. Zellgewebe, fast wie es Mirbel von Cucurbita abbildet. An 2 oder 4 Stellen in diesem Zellgewebe beginnt von unten nach oben der Zellenbildungsprocefs in einer senkrechten, einfachen, für jeden künftigen loculus centralen Zellen-Reihe. Hier bildet sich Z. in Z. durch mehrere oder wenigere Generationen, je nach der spezif. Verschiedenheit d. Pfl. — Sind auf diese Weise die Mutter-Zellen gebildet, so beginnt in ihnen ein Procefs, der zwar wegen der grofsen Menge von Körnern fast kaum zu verfolgen ist, der aber viele Aehnlichkeit hat mit den Veränderungen, die Mohl in den Mutter-Zellen der Sporen von Anthoceros beobachtete. In diesen Mutter-Zellen sehe ich bei Lilium tigrinum zuerst die körnige Masse sich in einer Hemisphäre ansameln, in der andern bilden sich dann 1—5 kleine Cytoblasten und Zellen um dieselben. Nachher werden Zellen und Cytoblaste resorbirt; und es besteht der Inhalt wieder aus Schleimkörnern, die die ganze Z. erfüllen. Sie sammeln sich mehr nach dem Centrum; allmählich sehe ich die körnige Masse in der Mitte sich etwas in 2 Hälften scheiden (a) und dann eine zarte Linie auftreten (b) die diese beiden Hälften trennt und jederseits am Rande sich um die convexe Oberfläche der körnigen Masse fortsetzt; dies

ist die Zellen-Membran. Während sich der körnige Inhalt in 2 Theile sondert, tritt jederseits an seiner äufseren Fläche der Cytoblast auf. Die M.-Zelle besteht aus einer feinen Membranenstoffartigen Haut (durch Jod bräunlich-gelb gefärbt). Auf ihre innere Oberfläche lagert sich, sobald der erste Prozefs in der Mutter-Z. beginnt, eine gallertartige Schichte ab, die fortwährend an Dicke zunimmt. Sind die 2 Zellen auf die angegebene Weise gebildet, so wächst von beiden Seiten eine gallertartige Scheidewand nach innen, und trennt die beiden Zellen; wie nun diese Scheidewand etwas dicker und ganz deutlich geworden, so wird der Cytoblast resorbirt (c). In einigen Zellen erscheint dann der körnige Inhalt je in 2 Haufen getheilt (d); in andern erkennt man je 2 gegenüberstehende Cytoblasten (e); in andern endlich den körnigen Inhalt durch eine feine Linie getrennt (f) und nachher die gallertartigen Scheidewände vom Rande der Mutter-Zelle aus (g). Die eigentl. Art des Z.-Bildungprocesses konnte ich bis jetzt noch nicht mit Gewifsheit erfahren. Nach Analogie des erstern Vorganges möchte ich aber glauben, dafs auch hier die Z.-Membran um den körnigen Inhalt und nicht blofs um die Cytoblasten entstähnde. — Bei Lilium also sind die Pollenkörner in der Fläche nebeneinander gelagert; wefswegen sie die scharfe, gradlinige Kante, 2 plane und eine convexe Fläche besitzen; während bei Oenothera Cucurbita und mehr andern Dycotyledonen, die ich untersuchte, die 4 Pollenkörner zu gleicher Zeit entstehen und tetraedrisch gelagert sind. Sollte diefs vielleicht einen Unterschied zwischen Monocotyl und Dicot. begründen? — Bei Oenothera und Cucurbita habe ich die Bildung der Pollenzellen noch nicht detailirt verfolgt; nur das weifs ich sicher, dafs sie in der Mutter-Z. vorhanden sind, ehe diese sie durch ihre gallertartigen Scheidewände von einander trennt.

Sobald diese Scheidewände gebildet sind, geht wieder ein manigfaltiger Procefs in den jungen Pollenkörnern vor. Zuerst wird ein centraler Cytoblast gebildet; und dieser ist vorhanden, noch ehe die jungen Pollenzellen aus der Mutterzelle hervortreten (so in Lilium, Oenothera, Cucurbita, Synanthereen etc.). Sollten Ihre Cytoblasten in Lupinus nicht ebenfalls diese freien, mehr oder weniger centrisch gelagerten Cytoblaste sein, die mit der Entstehnng des Pollenkorns nichts zu thun haben? In früheren Zuständen gelingt es mir nicht, Cytoblasten zu sehen, obgleich der Inhalt lichter ist; auf dieser Stufe finde ich aber immer nur den freien Cytoblast: In Oenothera Rotation von diesem Cytoblasten aus; in Lilium Zellenbildung auf 1 oder mehr

Zellenkernen; in Bryonia verschiedenartige schaumähnliche Lagerungen der körnigen Masse auf der innern Oberfläche der Pollenkörner. Die Vorgänge weiter zu verfolgen wird nun wegen der äufseren Membran, die sich nun bildet, unmöglich. — Ueber die Entstehung der erstern Membran, ob durch Niederschlag von aufsen, ob durch Exosmose von innen bin ich noch nicht klug geworden. Einige Thatsachen scheinen mir für das letztere, nämlich dafs was zu äufserst ist, zuerst gebildet wird, zu sprechen; Andere dagegen. — Ebenso weifs ich durchaus nicht, was von den Zwischenkörpern halten. Ich glaube fast, dafs sie allerlei sind in verschiedenen Spezies. Ich erinnere mich, dafs sie mir sagten, der Zwischenkörper in Larix sei ein Cytoblast; jetzt scheint mir diefs aber zu allem andern nicht recht passen zu wollen. Ich habe übrigens in dieser Beziehung sehr wenig untersucht. — Von Fritzsches Exintine (d. h. von einer doppelten inn. Membran) kann ich in Oenothera, wo er sie gerade abgebildet hat, nicht das geringste sehen. —

Sowie die zellenbildende Thätigkeit in der senkrechten, centralen, einfachen Zellenreihe jedes loculus beginnt, fängt auch in der ganzen übrigen Anthere ein gleicher Procefs an. Indem ich mich an das erinnerte, was Sie mir über die Bildung der Blätter sagten, nämlich, dafs sie nur an der Basis und wenn ihre Form vollendet, nur noch durch Ausdehnung der einzelnen Zellen wüchsen —, glaubte ich zuerst meinen Untersuchungen nicht. Ich habe mich aber zu wiederhohlten Malen überzeugt, indem ich theils die Zellen zählte und ihre bedeutende Zunahme an Zahl deutlich wahrnahm, theils die Zellen selbst sich je zu 2 in der Mutter-Zelle bilden sah. Um die Mittlere Ur-Mutter-Zelle (aus der sich die Mutter-Zellen des Pollens bilden) liegt ein gleichartiges parenchymat. Zellgewebe, das sich allmählich in 3 distinkte Schichten sondert. Die innerste Schicht besteht zuerst aus 6 5- od. 6seitigen Zellen, die durch Zellenbildung schnell an Zahl zunehmen u. eine concentrische Reihe mit ihrer Längenachse radialgeordneter länglichter Zellen darstellen, ungefähr wie sie Mirbel von Cucurbita abbildet. Diese Zellen sind sehr zart, mit gelblichem Inhalt, der beim Austreten als Tröpfchen (Oeltröpfchen ähnlich) erscheint. Wie in den unter der Epidermis liegenden Schichten die Spiralfasern auftreten, so werden diese innersten Zellen resorbirt, u. im Lilium umgiebt alsdann ein orangefarbener Stoff die Pollen-Massen; er hat die gleiche Farbe und das gleiche Lichtbrechungsvermögen wie die Tröpfchen die auf der Oberfläche der Pollenkörner erscheinen, und wird durch Schwefelsäure dunkelindigblau. Die Pollenkörner sind in diesem

8*

Zustande noch gelblich-grün. Weiter habe ich die Sache noch nicht verfolgt, und weifs nicht, ob dieser sonderbare Stoff, der durch SO_3 ebenfalls nicht zerstört wird, die Materie hergiebt für die äufsere Pollen-Membran, von welcher er auch chemisch vielleicht eine Entwicklungsstufe darstellt. — Die 2te Schichte, die aus mehreren Z.-Reihen besteht, füllt sich in ihren Zellen ganz mit Amylum und bildet nachher die Spiralfaser; — die 3te Schicht stellt die Epidermis dar. Wenn der Zellenbildungsprocefs in dem übrigen Diachym u. in den Mutter-Zellen eben vorbei ist, so enthält sie noch bildungsfähigen Stoff, u. dann erst bilden sich die Hautdrüsen-Zellen; ob wirklich auf Cytoblasten konnte ich nicht sehen. — Diefs im Allgemeinen meine bisherigen Untersuchungen. Das wichtigste davon ist unstreitig die Art wie sich die Pollen-Zellen bilden; hier wäre ich aber wahrscheinlich nicht so leicht darauf gekommen, wenn ich nicht durch einige anderweitige Untersuchungen geleitet worden wäre. — In einem Topfe mit Wasser wuchs mir an einem todten Käfer die Achlya prolifera, von der Meyen einiges beschreibt und abbildet. Ich habe sie genau u. so lange sie mir lebte, untersucht. Und da habe ich unter anderem folgende Zellenbildung beobachtet. Der körnige Inhalt eines (oft angeschwollenen) Schlauches tritt allmählich zu runden, eiförmigen od. sehr langen Massen zusammen, bis dieselben zuletzt eine scharf umschriebene, in weifshellem Zellensafte liegende Oberfläche darbiethen. Um diese Körnerhaufen coagulirt allmählich, während die Körnchen selbst (meist Schleimkörnchen) sich in einer ungemein lebhaften Molecularbewegung befinden, eine zarte Membran; und stellt die Zelle dar, die je nach Umständen entweder gleich fortwächst oder noch eine äufsere etwas stachlige Membran erhält, und zur Spore wird. — Ich habe ferner in Ermanglung besserer Lebermoose, die Wald-Jungermannia untersucht; u. daran zwar genau das gesehn, was Meyen von Pellia abbildet, ohne dafs aber die Sporen durch Abschnürung der Mutter-Zelle entstehen. Sondern um jede der 4 durch die Einschnürung getheilten Massen entsteht eine Membran. — Ebenso habe ich endlich die Membran um die durch die Copulation in den Spirogyren sich bildende eiförmige grüne od. farblose Masse entstehen sehen; während ebenfalls der Inhalt Molecularbewegung zeigte. — Obgleich ich nun von diesem Vorgange bei Cryptogamen mich überzeugt hatte, und ebenso die Identität von Sporen u. Pollenkörnern nicht mehr bezweifelte; so sträubte ich mich doch lange etwas ähnliches bei der Pollenbildung anzunehmen. Ich stütze mich jetzt auf folgende Gründe: 1) die Cytoblasten (in a) erscheinen zwar ehe die Zellen-Membran auftritt (u. wenn ich sie auch oft nicht sehe,

so könnte ich sie übersehen), aber ich sehe nie die Zelle, die sich um dieselbe bildet. Der Inhalt ist immer gleich körnig. 2) in Albumen, wenn ich nicht irre, bildet alle stickstoffhaltige Substanz Cytoblasten, u. die übrigen Nahrungsstoffe werden als Zucker u. Gummi in die sich bildende Zelle aufgenommen. Hier bildet nur ein sehr kleiner Theil alles Schleimes den Cytoblasten. Könnten sich die Schleimkörnchen wohl auflösen (u. worin?) u. somit durch Endosmose in die junge Zelle eintreten? Im Inhalt sieht man aber keine Veränderung, die mit einer solchen chemischen Auflösung verbunden sein müfste. 3) Der Cytoblast sitzt nur selten an der Membran der neuen Zelle; meist mehr oder weniger davon entfernt, oft im Centrum. 4) Schon vorher waren transitorische Cytoblasten in der Mutterzelle vorhanden; vielleicht stellt diefs den transitorischen Cytoblasten der Spezial-Mutter-Zelle (wie man sie vielleicht in Lilium nennen könnte) dar. — Ich weifs nicht recht, in welchem Zusammenhange damit eine andere Beobachtung steht, die ich immer wieder mache. Wenn Mutter-Zellen, die noch nichts weiter als einen körnigen Inhalt haben, in Wasser gelegt werden, so dehnen sie sich aus; der meist Schleimhaltige Inhalt zieht sich von der Membran zurück, stellt aber eine so glatte und scharf gezeichnete Oberfläche dar, dafs es immer das Ansehn hat als ob der Inhalt von einer zarten Membran umschlossen sei. Könnte vielleicht das Eintretende Wasser das Gerinnen zu einer Membran veranlassen, u. so auf künstliche Weise hervorgebracht werden, was nachher auf natürliche Weise durch den organischen Procefs bewirkt wird? Oder ist die Membran schon vorhanden aber der Mutter-Zelle anliegend? —

Dieser Vorgang einer Etwas verschiedenen Zellenbildung, wenn er sich bestätigt, ist gar wenig von der Cytoblastentheorie verschieden, indem auch hier an der Oberfläche einer stickstoffhaltigen Masse das Gummi zu Gallert coagulirt. Aber eine neue Frage wäre dann, warum diefs gerade nur an der Oberfläche u. nicht durch die ganze Masse zwischen den Schleimkörnern selbst geschieht? Etwas Analoges hat bis jetzt, so viel ich weifs, blofs Bergmann in Müllers Archiv 1841, I im Dotter von Froscheiern beobachtet.

Ich hoffe diesen Sommer noch Anthoceros laevis auftreiben zu können. Nach Mohls Abbildungen scheinen auch dort die Sporen-Zelle um die ganze (wiewohl hier geringe) Masse des körnigen Inhalts zu entstehen und dieser nicht in der That einem wahren Cytoblasten gleich zu sein. — Ich will, wenn ich mit meinen Untersuchungen über Pollenbildung zu Ende bin, versuchen den Zellen-

bildungsprocefs überhaupt an verschiedenen Orten etwas näher zu verfolgen; wenn auch es im Allgemeinen gültig bleiben wird, dafs die Z.-Membran durch Gerinnung um eine Schleimhaltige Substanz sich bildet, so kann doch vielleicht für den speziellen Vorgang noch viel eigenthümliches zu sehen sein. — Abweichend davon stellt sich mir aber die Zellenbildung bei den Pilzen dar, wo ich an einem Agaricus in den Mutterzellen, die ganz wasserhell waren, wie durch ein Gerinnen an der Oberfläche der Flüssigkeit die Zellen entstehen sah.

Ich werde nächstens die Ehre haben, Ihnen eine Monographie der schweitz. Cirsien, die ich anno 39 geschrieben und deren Druck jetzt fertig wird, zu übersenden.

Die Pilularia will sich leider nicht acclimatisiren; ich sehe ihrem baldigen Tode entgegen. —

Verzeihen Sie, verehrtester Herr Professor, dafs ich Ihre Mühe in Anspruch nehme. Sie würden mich sehr verbinden, wenn Sie mir, zugleich mit dem Berichte über Planta, mir Ihre Ansicht über meine Untersuchungen sagen oder nur irgend welche Räthe geben wollten.

Ich ergreife mit Freuden diesen Anlafs, Sie meiner immerwährenden Dankbarkeit und meiner vorzüglichen Hochachtung zu versichern und schliefse mit dem Wunsche, dafs es mir möglich werden möchte, in geringem Maafse das vielfach Empfangene zu erwiedern

Ihr ergebenster

Karl Nägeli.

Addr.: in Kilchberg bei Zürich.

Das zweite Schreiben, worin gleichfalls das Dankgefühl des Schülers zu seinem Lehrer in beredter Weise zum Ausdruck kommt und worin zugleich über die damaligen Studien und Forschungen des Ersteren gleichsam Rechenschaft gegeben wird, ist aus Kilchberg, den 15. November 1841 und lautet:

Hochverehrtester Freund!

Sie wünschten Pflanzen aus unsern Alpen zu empfangen. Ich freue mich, nunmehr mit einer kleinen Sendung den Anfang machen zu können. Ich hatte diesen Sommer zu keiner grofsen Reise Zeit, und konnte nicht viel sammeln; es bleiben mir auch wenige Dupletten aus früherer Zeit, sodafs es mir leid thut, Ihnen nicht gleich eine bessere Probe unserer lieben Alpenflora mittheilen zu können. Doch es wird mir hoffentlich in der Folge vergönnt sein das Versäumte nachzuhohlen. Denn obgleich die systematische Botanik in

ihren Spezialitäten nicht mein Lieblingsfach ist, so liegt mir doch die Flora meines Vaterlandes und besonders die unserer Berge am Herzen. Und solange ich in der Schweitz bin, werde ich keinen Sommer versäumen eine Alpenreise zu machen. —

Sie empfangen hiebei zugleich einen systematischen Versuch, den ich 1839 geschrieben, der aber erst diesen Sommer herausgekommen ist. Ich bin fast genöthigt, eine Entschuldigung für diese primitios zu suchen. Ich war damals noch in dem Schlendrian versunken, wie Sie ihn richtig nennen, und kannte, da ich in Genf war, so zur Noth die De Candolleschen Ansichten und mehr nicht. Ich bestimmte die Arbeit auch nicht für den Druck ursprünglich, sondern nur zur Erlangung des Doktordiploms; — sonst entbehrte sie dieser Weitschweifigkeit und Unbeholfenheit. — Glücklicherweise verfiel ich dabei auf einen Gegenstand, der auch vom Standpunkte der Schlendrians aus richtig beurtheilt werden konnte; auf die Lehre von der Pflanzenspezies und auf das Verhältnifs der Bastarde zur Systematik. —

Was die Spezies betrifft, so bin ich zu einer von der gewöhnlichen ganz verschiedenen Ansicht gelangt; indem ich der Ueberzeugung bin, dafs viel mehr Formen zu einer Spezies vereinigt werden müssen als bisher geschehen. Es hat zwar schon Hegetschweiler (und wie ich glaube allein) versucht, eine Flora nach ähnlichen Grundsätzen zu bearbeiten. Die Art aber, wie die Reductionen gemacht sind, scheint mir gänzlich verfehlt, da die Racen od. Urspezies nur nach Gutfinden, nicht nach einem Prinzip construiert sind. — Da alle Naturforscher übereinstimmen über den Begriff der Spezies, nämlich dafs er das, unter den jetzigen Umständen wenigstens, Unveränderliche an der Pflanze begreifen soll; — so mufs auch der logische Schlufs zugegeben werden, dafs alle durch Uebergänge verbundenen Formen zu derselben Spezies gehören. — In der praktischen Anwendung ist nun zu entscheiden (durch genaues empirisches Verfahren), ob zwischen 2 gegebenen Formen wirklich alle abweichenden Charaktere sich so stufenweise und unmerklich ändern, dafs ein Uebergang statuirt werden darf, und ferner, ob diese Zwischenformen nicht durch hybride Befruchtung entstanden seien. An diesem letztern können die Gegner freilich immer festhalten, so unwahrscheinlich es in den einzelnen Fällen aus speziellen Gründen und aus Analogie sein mag. — Sie werden mich zwar auf den einzig streng wissenschaftlichen Weg verweisen, nämlich durch Kulturversuche meine Ansichten zu beweisen. Diese aufzustellen habe ich vor, und bin wenigstens entschlossen, meine literarische Thätigkeit in diesem Felde ruhen zu

lassen, bis ich etwas positives weifs. — Jedenfalls werde ich aber gerne auch hierüber Ihre Meinung vernehmen, ob zur Widerlegung oder Bestätigung.

Der Aufenthalt in Jena bleibt mir unvergefslich; und was Sie alles für mich gethan haben. Ich erinnere mich immer mit Freude und Dankbarkeit daran. Hier bin ich besonders was wissenschaftliche Mittheilung betrifft, etwas verlassen; um so mehr da ich, seit ich zurück bin, in Kilchberg bei meinen Eltern lebe. Ich wende mich dafür desto fleifsiger zur Natur und zum Microscop.

Ihre Mittheilungen und Ihr Beistand, wenn Sie Mufse und Lust dazu finden, werden mir jederzeit die erfreulichsten und ersehntesten sein, die ich empfangen könnte.

Ihr dankbarst ergebener

K. Nägeli.

Kilchberg den 15. Nov. 1841.

Sollten Sie irgendwelche Schweitzerpflanzen lebend, oder bestimmte Schweitzerpflanzen getrocknet wünschen, so bitte ich, mir es wissen zu lassen. Ich werde mir alle Mühe geben, Ihre Aufträge schnell und pünktlich zu besorgen.

In einem dritten, drei Tage später geschriebenen Brief — Kilchberg, den 18. November 1841 — setzt Nägeli u. a. seine Theorie über die Pollenbildung in eingehender Weise mit folgenden Worten auseinander:

Hochverehrtester Freund!

Die Bereitwilligkeit und die Freundschaftlichkeit, mit der Sie auf meinen Brief geantwortet haben, ermuthigt mich zu dieser Anrede, ohne dabei im geringsten zu vergessen, was alles ich Ihnen verdanke und dafs ich immerhin mich in dem Verhältnifs eines Schülers zu seinem Lehrer, dankbar und glücklich fühle. — Ich hätte mir früher schon erlaubt, Ihnen zu schreiben; aber ich wufste, dafs Sie vorhatten, an das Meer zu reisen. Und ich gedenke mit Vergnügen der eigenen Erfahrung, wie sehr die herrliche Nordsee zu fesseln vermag. Doch Sie waren der Werbung zweier Pole ausgesetzt und ich weifs nicht, welcher der mächtigere war. Jedenfalls sind Sie jetzt wieder in Ihrem freundlichen Jena, aus der Nähe oder Ferne angelangt.

Sie hatten die Güte, über J. v. Planta Erkundigungen einzuziehen; vor kurzer Zeit hat sich sein unglückliches Ende aufgeklärt. Von Basel, wo seine Spur verloren ging, war er nach Strafsburg zurückgekehrt, um sich mit einem Solothurner Offizier zu duelliren. Er verlor durch einen Pistolenschufs sein Leben; sein Leichnam

wurde in den Rhein geworfen. Seine betrübte Familie erhielt erst letzthin Anzeige davon von dem Offizier selbst.

Für Ihre sonstigen Bemerkungen bin ich Ihnen sehr dankbar; nahmentlich ist es gut, wenn Jüngere immer wieder zur strengsten Kritik gegen sich selbst ermahnt werden; und wenn ihr Eifer immer von der Erfahrung gemäfsigt wird. Ich habe noch ehe ich Ihre Antwort erhielt, meine Untersuchungen noch einmal geprüft. Bestätigt fand ich das Wachsthum (durch Zellenbildung) der Antheren während der Bildung des Mutter-Zellen-Gewebes. Da ich ebenfalls a priori glaubte, die Antheren als Blätter dürften nur an ihrer Basis wachsen und nachher nicht mehr, so traute ich meinen Untersuchungen erst, als ich genau die Zahl der Zellen gezählt und ihre Vermehrung an Zahl von Stufe zu Stufe verfolgt hatte. Das Gewebe in diesem Zustande sieht übrigens aus wie ein Zellgewebe, wo sich Zellen bilden, z. B. wie in der äufsersten Spitze der Wurzel. — Könnte vielleicht der Mutter-Zellen-strang als ein Analogon der Gefäfsbündel angesehen werden, an dessen Umfang Zellenbildung (analog dem Cambium) stattfände? Eigentlich eine müfsige Bemerkung, da viel dagegen einzuwenden; ich verfalle gerade auf diesen Gedanken, da ich erst kürzlich im Citrus die Mutter-zellen (statt Pollenkörner zu entwickeln) in poröse und Spiralfaser-Zellen verwandelt fand. — In Bezug auf die Bildung der Pollen-Zellen bin ich um einen Schritt weiter gelangt. Unrichtig war, dafs Scheidewände nach innen wachsen; ich war dazu mit Mirbel und Mohl durch einen Mangel in der Verfolgung des Vorganges gekommen: Auf der innern Fläche der Mutter-Zellen bildeten sich gallertartige Ablagerungen, die auf 4 od. 6 Längslinien noch immer Vorsprünge bilden. Diese Leisten wachsen aber nicht nach innen, sondern es bilden sich 4 gallertartige Spezial-Mutter-Zellen; die als solche sehr schön in Alcea rosea zu sehen sind. Innerhalb jeder Spezial-Mutter-Zelle (die aber etwas anders sind, als die von Meyen sogenannten) bildet sich nun erst die Pollen-Zelle. (In Lilium und andern bilden sich primäre und secundäre Spezial-M.-Z.). Von der Spezial-M.-Z. habe ich mich nicht überzeugen können, dafs sie frei im Innern um den Cytoblast entstehe. Es scheint mir jetzt noch, dafs sie um den ganzen Viertheil des körnigen Inhaltes coagulire. Diefs scheint mir um so mehr annehmbar, da sie mehr eine secundäre Ablagerungschicht als eine Zelle oder vielleicht ein intermedium sein könnte. — Von der Pollen-Zelle jedoch bin ich geneigt anzunehmen, dafs sie frei im Innern auf einem Cytoblast entstehe, obgleich ich es nicht sehen konnte. Sie sagen mir, dafs Sie die Pollen-Zellen auf Cytoblasten sich

hätten bilden sehn. Ist diefs nicht vielleicht eine Verwechslung mit der transitorischen Zellenbildung auf Cytoblasten in den Mutter-Zellen, die aber wieder verschwindet, und worauf sich erst Spezial-Mutter-Z. und Pollen-Zellen bilden? — Die Vorsicht, die Sie mir anrathen, mit Gummi- und Zuckerlösung zu untersuchen, habe ich gleich von Anfang angewandt; erstere bewirkte mir aber leicht eine Exosmose, die noch schädlicher ist als die Endosmose. Mit Zuckerlösung bin ich besser fortgekommen. —

Von meinen Untersuchungen erlaube ich mir Ihnen noch einiges mitzutheilen, was gerade auf Zellenbildung bezug hat. Mit Sicherheit glaube ich nun sagen zu können, dafs keine Zellen durch Theilung oder Abschnürung entstehen. Meyens und Mohl's Untersuchungen hierüber beruhen auf einem Mangel in der Entwicklungsgeschichte. Die Conferven-Zellen ziehen sich allerdings ringförmig ein (nicht in allen Spezies), aber nur wenig, und dabei bleibt es. Die Abschnürung geht nicht weiter, sondern die Zellen bilden sich im Innern. Das habe ich deutlich aus dem Verhalten der Membranen an Conferva rivularis gesehen; wo durch verdünnte SO_3 sich an der Seite 3 Membranen (b, c, d) (aufser der secernirten Gallert-Schicht Intercellularsubstanz [a]) und in jeder Scheidewand ebenfalls 3 Membranen (e, f, g) unterscheiden und trennen liefsen, welches Verhalten ich mir bis jetzt nur so erklären kann, dafs beim Wachsthum der Conferve immer in der Endzelle 2 Zellen sich bilden; und indem die obere wieder fortwächst, dadurch die Mutter-Zelle durchbrochen wird. Die Mutter-Zellen werden aber an den Algen wie mir scheint, meist nicht sogleich resorbirt, sondern bestehen eine Zeit lang fort (Palmella, Scytonema). An Algen habe ich sonst nichts erhebliches sehen können, nur dafs ich jetzt selbst daran zweifele, ob die Sporen-Zelle in Spirogyra um den ganzen Inhalt entstehe. Ich glaube, es sei auch hier nur die Spezial-M.-Z., die aus dem Gummi coaguliert; diefs um so mehr, da ich bei mehreren Pilzen ganz bestimmt ebenfalls M.-Z., Verdickungsschicht der M.-Zelle, Spezial-M.-Z., Sporen-Zelle (Endosporium), und dann während der Resorption der Spezial-M.-Z. und der M.-Z. die Bildung des Exosporium sehe (z. B. Uredo). — In einem Fadenpilz auf Blättern von Cucurbita sah ich bestimmt Zellen in Zellen auf Cytoblasten. — Die Pilz- und Flechtensporen sehe ich in ihren frühsten Zuständen als höchst feine (kaum sichtbare) Zellchen theils ohne sichtbaren Inhalt th. mit einem Öltröpfchen, das aber defswegen nicht Cytoblast sein kann, weil es mit der Zelle fortwächst und dieselbe zuletzt ganz erfüllt, und weil in jenen Sporenzellchen

die zuerst kaum einen Inhalt zeigen, ebenfalls nachher Oel im Innern auftritt. — In den jungen Charen-Zellen sind überall Cytoblaste. Leider macht mir die vorgerückte Jahreszeit unmöglich die merkwürdige Entwicklungsgeschichte dieser Pflanzen weiter zu verfolgen. Meyens Darstellung ist ganz unrichtig.

In den vegetativen Zellen der Phanerogamen habe ich bis jetzt nur Zellenbildung in den Wurzeln von Iris beobachten können, wo in jeder M.-Z. 2 Cytoblasten und darauf 2 Zellen entstehen.

Ich beschäftige mich übrigens mit Liebe und Eifer mit der Bildung und dem Leben der Zelle. Denn das ist der Pfeiler, auf dem das ganze physiologische u. am Ende auch das systematische Gebäude gebaut werden mufs. Sie können mir gewifs auch hierüber einige Winke geben; und mir auch sagen, wo Zellenbildung am leichtesten zu beobachten, und wo Zellenleben am sichersten zu belauschen sei. Denn diese Untersuchungen sollen nun für die nächste Folge meine Hauptbeschäftigung sein. Meine Reise ans mittelländische Meer habe ich auf den nächsten Frühling verschoben. Dort will ich dann die Meeralgen studiren. Da Sie gewifs diesen Herbst an der Nordsee viel Interessantes beobachtet, so können Sie mir gewifs auch hierüber manches mittheilen, und meine Schritte auf eine vortheilhafte Art leiten.

Was ich dann nach meiner Zurückkunft anfangen werde, darüber bin ich noch nicht gewifs. Ich wollte als Privatdozent nach Bern gehn. Nun ist aber Wydler dahin zurückgekehrt und will, nicht als Professor, sondern als patronus scientiarum, Vorlesungen halten, indefs Prof. Perty mit Erfolg die spezielle Botanik vorträgt. Zürich leidet an nichts geringerem als an Studentenmangel. Würden Sie mir rathen, irgendwohin nach Deutschland zu gehn als Privatdozent und wohin? Oder soll ich bei Hause bleiben?

Ich habe eben der Buchhandlung ein Packet Alpenpflanzen und meine Abhandlung über die schweitz. Cirsien für Sie übergeben.

Empfangen Sie, theuerster Herr Professor, die Versicherung meiner aufrichtigsten Verehrung und Dankbarkeit

Ihr ergebenster

K. Nägeli.

Kilchberg den 18. Nov. 1841.

Aus einem vierten Brief — Kilchberg, den 26. Februar 1842 —, worin der Verfasser noch einiges über Pollenbildung mitteilt, ist ersichtlich, dafs Naegeli mit seinem gleichalterigen Freund und Landsmann, dem genannten Anatomen und Zoologen Albert Kölliker, dem

bekannten Verfasser des „Handbuchs der Gewebelehre“, dessen epochemachende und bahnbrechende entwicklungsgeschichtliche und zoologischen Untersuchungen hinlänglich bekannt sind, nach Neapel zu reisen gedachte. Er schreibt:

Hochverehrtester Freund!

Sie werden meine Briefe vom November vorigen Jahres erhalten haben, den einen durch den Buchhandel mit einigen getrockneten Pflanzen. Ich hatte darin die Ehre Ihnen noch einiges Ergänzende über meine Untersuchungen über Pollenbildung beizufügen; ich habe nunmehr diejenige, Ihnen eine kleine Schrift vorzulegen, die das in Kürze Mitgetheilte etwas ausführlicher enthält. Ich hoffe, Sie möchten darin nicht allzuviel finden, das sich unter Ihrer Hand und vor Ihrem Blicke nicht bestätigte. Die Mängel dieser Arbeit fühle ich sehr gut, namentlich meine Unwissenheit über die Entstehung der Pollenzelle, was hiebei gerade einer der wichtigsten Punkte war. Ein kleiner Fortschritt ist allerdings gemacht, insofern man jetzt nicht mehr Spezialmutterzelle und Pollenzelle verwechseln kann.

Ich werde nächstens (wahrscheinlich am 20. März) mit meinem Freunde Kölliker nach Neapel verreisen, wo wir der eine Entwicklungsgeschichte der niedern Thiere, der andere Entwicklungsgeschichte der Pflanzen, namentlich der Algen, studiren werden. Die Aufschlüsse, die uns Kützing neulichst gegeben, lassen, wie mir scheint, immer noch einen kleinen Versuch zu. Die Dauer meines Aufenthaltes wird von meinen Studien abhängen. Auf künftigen Winter werde ich in Zürich etwas ankündigen, Kryptogamen oder Pflanzenanatomie.

Vielleicht finden Sie Gelegenheit, mir noch vor meiner Abreise einige Zeilen zukommen zu lassen, um mir mit Rath und Plan für meinen bevorstehenden Feldzug beizustehn.

Indessen wiederhohle ich Ihnen, hochverehrtester Herr Professor, die Versicherungen meiner unbegränzten Verehrung und Dankbarkeit

Ihr ergebenster

Kilchberg, 26. Febr. 1842. Karl Nägeli.

Über seine Habilitation an der Züricher Universität und seine akademischen Aussichten überhaupt erfahren wir so manches Interessante aus nachstehendem fünften Schreiben aus Kirchberg, den 6. März 1842:

Hochverehrtester Freund!

Ich danke Ihnen recht sehr für Ihren lieben Brief; er ist mir ein frohes Zeichen des guten Andenkens, das Sie mir bewahren. — Ihrer Ermahnung, zu publiziren, kann ich nur in sehr geringem

Maafse genügen; da ich wohl letzten Herbst und Anfangs Winter ziemlich viel untersuchte, aber leider fast gar nichts vollständiges und zusammenhängendes. Sodafs mir nun zwar viele vereinzelte Thatsachen zu Gebothe stehen, aber wenig gesetzmäfsiges. Und die wenigen allgemeinen Resultate sind nicht so objektiv zuverläfslich, um dieselben mit wissenschaftlicher beruhigung zu veröffentlichen. Dafür hatte aber mein zerstreutes Naschen den Vortheil, dafs mir meine eigenen Untersuchungen in verschiedenen Stufen bald bestätigt, bald verdächtig und so überhaupt vorsichtiger wurden. Ich werde aber doch vor meiner Abreise noch einiges niederschreiben, vielleicht auch noch zu einigen Untersuchungen selbst Zeit gewinnen.

Letzten Samstag hielt ich meine Probevorlesung um mich als Privatdozenten in Zürich zu habilitiren. Es ist dies noch kein entscheidender Schritt, und heifst nichts anders, als dafs ich für den nächsten Winter etwas ankünden und so jedenfalls bis im Frühjahr 1843 Zürich nicht verlassen werde. Eine Privatdozentenstelle befreit überdem vom Militärdienst; und ferner fragen die Leute hier, was einer sei, und begreifen nicht so leicht, wenn einer nichts ist. — Berlin würde ich in vielen Beziehungen allem andern vorziehen, wenn mir schon einerseits Land und Leute nicht gefallen. Anderseits würden meine Eltern nicht gerne einwilligen. Endlich würde es wohl für einen Ausländer schwierig sein, sich zu habilitiren; ich könnte mich nur auf die Protektion Schönleins recht verlassen. —

Ihr gütiges Versprechen, mir Ihre 2 Bücher zu schicken, hat mich aufserordentlich gefreut. Ich bedauerte nur, dieselben erst nach meiner Abreise und somit zu spät zu erhalten, um sie während meines Aufenthaltes am Meer benutzen zu können. Ich bin daher auf den Einfall gerathen, ob es Ihnen nicht möglich sein könnte, mir die bis jetzt gedruckten Bogen Ihres Buches nebst der Abhandlung über die Cacteen, wenn Sie die letztern schon in Ihren Händen haben, durch die Post zuzuschicken. Ich würde so doch wahrscheinlich Ihre Lehre von der Pflanzenzelle vollständig erhalten; und das Porto wäre mir natürlich ein geringes, gegenüber dem Vortheil dieselben bei meinen bevorstehenden Studien benutzen zu können. Wenn Sie meiner Bitte entsprechen können und Sie die Sachen der Post gefälligst sogleich übergeben wollen, so werde ich sie noch zeitig genug vor meiner Abreise erhalten. — Meine Buchhandlung in Zürich (die mit Leipzig in Verbindung steht) ist übrigens Orell, Füssli & C.

Von meiner Probevorlesung will ich Ihnen nur noch mittheilen, dafs nach einem allgemeinen Theile Theorie und Empirie über die

Entwicklung der Natur (Mineral, Pflanze, Thier) ein spezieller Theil über das Leben der Pflanzenzelle folgte. Ihr Gesetz, dafs dieselbe als selbständiger Organismus entstehe, ist allgemein gültig; bei der Entstehung der Zelle ist die Attraktion des Zellenkerns überwiegend bei den Verdickungsschichten die Centrifugalkraft der in der Zelle thätigen Saftbewegung; bei den Spezialmutterzellen findet ein Gleichgewicht von centripetaler und centrifugaler Kraft statt; — von der Erregung in den Zellen glaube ich, dafs maschenartige Bewegung (wo der Kern unbemerkbar klein) und strömchenartige (wo der Kern sichtbar) der Assimilation angehört, dafs hingegen Molecularbewegung nur bei der Rückbildung der organischen Substanzen vorkommt (ich finde sie nur in absterbenden Zellen und in solchen wo das latente Leben wieder manifest wird (Pollenkörner etc.). Viel neues steht sonst nicht drin; aufser dafs ich die Zellen noch eintheile in Zellenbildende und in assimilirende Zellen. Doch das wissen Sie alles besser wie ich, und ich eile zum Ende mit den wärmsten Empfehlungen um Ihr ferneres Wohlwollen und der Versicherung meiner dankbaren und aufrichtigen Gesinnung

Ihr ergebenster

Karl Nägeli.

Kilchberg den 6. März 1842.

Sehr umfangreich ist der sechste Brief vom 29. Oktober 1842, besonders reizvoll durch die Schilderung der italienischen Reise und die Ergebnisse der Forschungen des jungen Gelehrten auf dem klassischen Boden. Auch hier offenbart sich die genugsam bekannte dankbare Gesinnung Nägelis, der immer und immer wiederholt, was er und die Wissenschaft Schleiden zu verdanken habe. Bemerkenswert ist der hohe Standpunkt, den der Schreiber als Forscher einnimmt, indem er das schöne Wort sagt: „Die Zeit sagen Sie sei günstig und sie müsse benutzt werden, ehe die Interessen sich nach einer anderen Seite wenden. Ich hoffe gerade die Zeit wird immer günstiger und glaube sogar, es sei unmöglich, dafs die neue Richtung in der Botanik je könnte verlassen werden. Die Menschen machen die Zeit und für unsere Wissenschaft, möchte ich sagen, haben sie die Zeit gemacht. Anatomie und Philosophie lebten bisher von Kuriositäten, die mehr der Zufall als das Bewufstsein des Forschers hervorbrachte. Dabei waren sie dann manchen Wechselfällen ausgesetzt und vor ihnen hatte die spezielle Botanik den Schein einer systematischen Einheit voraus. Seit Sie aber von den Elementarorganen durch seine Bildungsweise gezeigt haben, dafs es etwas In-

dividuelles — sozusagen ein organisches Atom — ist, so wird das Aufbauen der Pflanze und des Pflanzenreiches nach philosophischen oder mathematischen Gesetzen aus dem Elemente nicht nur möglich, sie ist notwendig gegeben.“ Das betreffende Schreiben hat folgenden Wortlaut:

Hochverehrtester Freund!

Ich bin vor einigen Tagen in meine Heimath zurückgekehrt, und habe mich kaum etwas umgesehn, als ich schon die Freiheit nehme, an Sie zu schreiben. Es scheint mir sehr lange zu sein, seit ich Ihren Brief diesen Frühling erhalten: ich habe indefs so viel neues gesehn, dafs mir das halbe Jahr viel gröfser geworden ist als ein anderes. Ich bin so recht mit dem Verlangen zurückgekommen, mich mit Ihnen zu unterhalten.

Am 4. April habe ich mit meinem Freunde Kölliker unserem l. Zürich den Rücken gewandt, und bin über die beschneiten Alpen mitten in den Frühling Italiens gekommen. Mailand und Genua erfreuten sich keines langen Aufenthalts; am 10ten Tage langten wir in Neapel an. Ich setzte mich bald hinters Microscop, und zergliederte Algen. Daneben wurde jedoch nicht vernachläfsigt, die herrliche Natur, Pompeji, der Vesuv, das Leben des Volks, und was alles noch merkwürdiges jene Stadt darbiethet. Nach fast 2 monatlichem Aufenthalt unternahm ich eine Tour um den herrlichen Golf, und blieb endlich für 5 Wochen in Ischia sitzen, wo es mir am besten gefiel, und wo ich am bequemsten meinen Studien obliegen konnte. Mein Freund, der sich nur an Städte und Fischer halten mufste, war mir indefs nach Sicilien vorausgegangen. Ich folgte ihm nach, und traf ihn in Messina. Dort ein hundertjähriges fünftägiges religiöses Fest mit allerlei Lustbarkeit — und für den Physiologen mehrere in Neapel nicht gefundene Genera, welche ungeachtet der vorgerückten Jahreszeit in dem kälteren Kanale noch freudig vegetirten. Nach meiner Rückkehr in Neapel gieng ich noch für 14 Tage nach Sorrento, das, wenn Italien der Garten Europas und der Golf von Neapel die herrlichste Laube darin und seine Zierde ist, gewifs in der Laube das entzückendste Plätzchen zu heifsen verdient. — Am 13. Sept. verliefsen wir Neapel, und kehrten über Rom, Florenz und Venedig durch das herbstlich warme Italien nach unserm Zürichsee zurück, mitten in den Nebel und die Rohmerei.

Von meinen Untersuchungen will ich Ihnen nur einiges mittheilen, was allgemein physiologisches Interesse darbiethet. Ich habe mich durchweg nur mit Algen beschäftigt, mit Ausnahme einer Wieder-

hohlung der Mohl'schen Untersuchungen über Anthoceros, die mir einige recht merkwürdige Resultate lieferte. — Ueber Zellenbildung folgendes: bei den Algen finde ich 2 verschiedene Arten der Zellenbildung 1) um einen Kern, wie in den Phanerogamen: in allen Florideen d. h. in allen Algen, die 4 Sporen in einer Mutterzelle entwickeln. Dafs hier die Zellen unmittelbar um einen Kern sich bilden, schliefse ich daraus, weil ich häufig einen kleinen der Wand anliegenden Kern in den Zellen bemerke; auch einigemal in einer Mutterzelle 2 junge Zellen, jede mit einem Kern an der Wandung, sehe. Der genetische Vorgang selbst ist wegen Kleinheit und Undeutlichkeit nicht zu beobachten.

2) Bildung der Zellen um die ganzen Hälften des Inhalts der Mutterzellen, indem jede Hälfte des Inhalts einen centralen Kern einschliefst: in den Fucoideen (Cystoseira, Sargafsum, Dictyota, Padina etc. nebst Sphacelaria und Cladostephos). (Diese ganze Familie hat keine inneren Sporen, sondern die Epidermiszellen (selbst in Fucus!) wachsen in grofse Zellen aus, welche sich abschnüren und abfallen, und Knospenzellen sind, ohne Exosporium). In einer Mutterzelle befindet sich eine nach dem Centrum zu angehäufte kernartige Körnermasse mit davon ausgehender Saftströmung. Die centrale Masse theilt sich in 2; zwischen beiden entsteht eine Scheidewand. Dafs die 2 Zellen sich um den ganzen Inhalt bilden ist unzweifelhaft 1) weil in jeder die Körnermasse im Centrum liegt, und wenn bei dem weiteren Wachsthum der Zelle die Körner schwinden, dann ein früher in ihr verborgener freier Kern zum Vorschein kommt; 2) weil man von jungen Zellen, während des ganzen Verlaufs, nichts sieht; was aber nothwendig der Fall sein müfste in einer Zelle, wo Saftströmung sich findet, weil diese unterbrochen würde. Bei den zahlreichsten Beobachtungen konnte ich aber nie etwas derartiges sehen. (Die Zellen der Fucoideen bilden sich also wie die Specialmutterzellen der Phanerogamen.)

Aufser diesen 2 Arten der Zellenbildung giebt es bei den Algen noch 2 andere, die mir abzuweichen scheinen: 1) ebenfalls Zellenbildung um den ganzen Inhalt (bei Conferven etc.). Der Unterschied liegt darin, dafs hier kein Kern sichtbar ist, und dafs überhaupt zur Zeit der Zellenbildung die Mutterzellen ein ganz anderes Ansehn gewähren als in den Fucoideen. Bei diesen enthalten sie eine in Bewegung begriffene Körnermasse, in den Conferven aber assimilirte Stoffe (Chlorophyll) und einen wasserhellen Inhalt. Dafs auch hier sich die Zellen um den ganzen Inhalt bilden, glaube ich annehmen

zu dürfen, weil sonst in so grofsen Mutterzellen, die an ihrer Peripherie mehr oder weniger dicht mit Chlorophyllkügelchen bedeckt sind — sollten auch die jungen Zellen zart und unsichtbar sein — man doch gewifs irgend ein besonderes Phänomen sehen müfste, wenn die Chlorophyllkügelchen sich auflöfsten, um durch Endosmose in die neuen Zellen zu gehn und dort sich wieder zu reorganisiren: — denn, wenn in einer Mutterzelle plötzlich eine Scheidewand auftritt, so sieht man keine Veränderungen in den Contentis. — Erklärlich wird aber die Sache durch die Anordnung des Inhalts in den Confervenzellen. Die Chlorophyllkügelchen liegen nicht unmittelbar der Wand an; sondern rings an der Wand befindet sich eine feinkörnige Schleimschicht. Bei Verletzungen der Zelle zieht sich diese Schicht mit dem ganzen ihr anliegenden Inhalt von der Membran zurück, und in solchen Fällen ist eine theilweise Reproduktion der Zellenmembran leicht zu beobachten. a Extracellularsubstanz; b Zellmembran; c Scheimschicht; d Chlorophyllkügelchen; β ist das neue Stück Membran, welches sich an der Aufsenseite der Schleimschicht b gebildet hat, nachdem diese von der Membran zurückgewichen ist. — (Ich kann durchaus nichts sehn, was für die Theilung der M.-Z. sprechen könnte.) —

Die zweite abweichende Art der Zellenbildung scheint mir die Bildung der Knospenzellen in einigen Conferven, in Codium, Acetabulum etc. Frei in der Zelle liegen hier einige homogene Schleimkügelchen, an denen keine Membran und kein Inhalt zu sehn ist, und die überhaupt aussehn, wie kleine Zellenkerne. Allmählich trennt sich eine Membran und ein feinkörniger Inhalt. Jenes Schleimkügelchen kann nicht als Kern fungiren, denn es wird selbst unmittelbar zum Inhalt. Diese Zellenbildung kann vollständig identisch sein mit derjenigen in den Florideen und Phanerogamen, wenn nämlich in dem ursprünglichen Schleimkügelchen schon Membran, Inhalt und ein kleines Kernchen vorhanden ist, alles unsern Instrumenten noch unzugänglich. Doch könnte es aus Gründen der Analogie auffallend sein, dafs die Conferven (mit ihrer niedrigsten Art der Zellenbildung für vegetative Zellen) zum Behuf der Knospenbildung (andere Conferven haben Sporen) gerade die höchste Zellenbildung besäfsen (nämlich die der Florideen und Phanerogamen). Konnte es nicht ein Kern sein, der zur Zelle wird? Dafür gleich eine Analogie.

Zellenkerne. Wie schon gesagt, besitzen die Florideen in der Z.-Wand kleine Kerne; von denselben aus geht Saftströmung wie in den Phanerogamen. — In der M.-Z. der Sporen (bei den Florideen)

zuerst ein der Membran anliegender kleiner Kern, dann ein gröſserer centraler Kern und Saftströmung; dann 4 neue Kerne und darauf 4 Spezial-M.-Z. Diese letztern Kerne sind in einem Falle schön roth, indem sie ganz den gleichen Farbstoff enthalten, der sonst in den übrigen Zellen, analog dem Chlorophyll, vorkommt. Zur Vergleichung: die 4 Kerne in den M.-Z. von Anthoceros sind zarte Bläschen, die Chlorophyll enthalten! Dieſs ist sehr schön zu sehn, wenn der übrige Inhalt ungefärbt ist. Sie bilden sich so, daſs zuerst 2 längliche Bläschen auftreten, und diese sich dann durch eine mittlere Wand, wie Zellen, theilen. — Die freien im Centrum der Zelle befindlichen Kerne der Fucoideen sind zuerst homogen, und bedingen die in der Zelle anwesende Saftströmung. Wenn letztere aufgehört hat, und der assimilirende Proceſs in der Zelle erstorben scheint, so werden die Kerne hohl; in ihnen bilden sich 1 oder mehrere Amylumkügelchen, oder Chlorophyllkügelchen, oder ganz kleine Körnchen, (deren Natur nicht zu bestimmen ist), die nebst einer wasserhellen Flüssigkeit den hohlen Kern erfüllen. Der Kern wird zu einer Zelle? wenigstens zu einem Bläschen, in welchem wie in einer Zelle Stoffe assimilirt werden. (Diese Thatsache bewegt mich, bei der Bildung der Knospenzellen der Conferven wegen der groſsen Ähnlichkeit wenigstens die Frage aufzuwerfen, ob nicht dort der Kern unmittelbar zur Zelle werden könnte.)

Ich bin schon beim ersten Punkte weitläufig geworden; ich will nur noch einiger neuer Thatsachen erwähnen. Die Chlorophyllkügelchen in vielen Algen bestehn aus Bläschen, welche in einer deutlichen Membran homogenes Chlorophyll enthalten. Mitten drin sitzt in vielen Fällen ein Kernchen (zuweilen hohl), welches durch Jod blau wird. In einer Art von Codium bilden sich innerhalb der Chlorophyllkügelchen wirkliche Amylumkügelchen; das Amylkügelchen wächst, bis es jenes fast ganz erfüllt, und erscheint dann frei, indem das Chlorophyllbläschen schwindet. — In Caulerpa (welche aus einer einzigen verästelten Zelle besteht) bilden sich die Amylumkügelchen in ungefärbten kleinen Bläschen zu 2 und 3, und liegen nachher frei in der Zelle, während die Bläschen schwinden. Auf ganz gleiche Weise bilden sich daselbst die (kleinern) Chlorophyllkügelchen in (kleinern) Bläschen und werden dann frei. — Analog damit, daſs die Chlorophyllkügelchen aus Bläschen mit grüngefärbtem Inhalt bestehn, sind die rothen Zellensaftkügelchen in den Florideen ein Bläschen, das röthlichen homogenen Inhalt besitzt. Diese Bläschen (als Membran anliegend) wachsen in einzelnen Fällen zu Fasern

aus (Ceramium). Solche neben andern ähnlichen Untersuchungen über Zellenleben habe ich immer mit Eifer betrieben, wenn ich ihrer habhaft werden konnte; obgleich sie in meinem Algenstudium nicht eigentlich Hauptzweck waren. Mein vorzüglichstes Bestreben gieng darauf, die Entwicklung der Algen aus der Zelle zu erforschen, und dabei bin ich zu mehrern sehr schönen Gesetzen gekommen wie z. B. dafs der Stamm der Florideen und Fucoideen (wenn er nicht blattartig ist) durchaus nur mit einer einzigen Zelle wächst; ist der Stamm blattartig, (z. B. Padina Pavonia) so wächst er mit einer Reihe nebeneinanderstehender einfacher Endzellen. In der Endzelle bilden sich immer 2 Zellen senkrecht übereinander. Der ganze Stamm besteht somit eigentlich aus successiven Gliedern, deren jedes je aus der zweitobersten Zelle nach bestimmten für jede Art verschiedenen Regeln hervorgeht. Ohne zu sehr ins Spezielle einzugehn, kann ich Ihnen von diesen Gesetzen, die sich gleichsam auf mathematische Formeln zurückführen lassen, nichts sagen. — Durch das ganze Reich der Algen (die untersten ausgenommen) finden sich zweierlei Organe 1. solche mit unbegränztem Wachsthum, sie bilden die Stämme und die Aeste, welche zu Stämmen werden; 2. solche mit begränztem Wachsthum; in ihnen bilden sich die Sporen; sie fallen nachher ab. Das Wachsthum der Stämme geht an ihrer Spitze immer gleichmäfsig fort, indem sich die Zellen hinter der Spitze successiv ausdehnen, und zu ihrer Vollendung gelangen. — Die Organe mit begränztem Wachsthum hingegen, wenn sie aus vielen Zellen bestehn, folgen einer andern Entwicklung. Ihre Zellen bilden sich rasch nach einander, bis das Organ fertig ist; sie bleiben bis zu dieser Zeit klein und gleichförmig. Dann beginnt erst die Ausdehnung der Zellen, und mit ihr die Assimilation in ihnen; und zwar ist diese Ausdehnung in den einen fast gleichzeitig, doch etwas von unten nach oben fortschreitend; in andern beginnt sie oben an der Spitze und schreitet nach der Basis fort. (Die Z e l l e n b i l d u n g findet jedoch sicher wie bei der Stammbildung an der Spitze statt.) In einem Falle sah ich zuerst einen confervenartigen Zellfaden durch Zellenbildung an der Spitze (in der Endzelle) entstehen; dann begann aber die weitere (seitliche) Zellenbildung in der Endzelle und schritt nach der Basis hin fort, sodafs in den Zellen der Basis der Zellenbildungsprocefs zuletzt aufhörte! Die Organe mit begränztem Wachsthum endigen meist an der Spitze mit einer od. mehrern eigenthümlich gestalteten Zellen. Auf ihrer einfachsten Stufe findet man sie in denjenigen Algen, die blofs aus 1 verästelten Zelle bestehn. Während die einen Aestchen zu

wahren, ins unendliche fortwachsenden Stämmchen werden, nehmen andere eine eigenthümliche Form an, wachsen blofs bis auf einen gewissen Punkt, und fallen zuletzt ab, nachdem vorher ihr unterster Theil, mit dem sie auf dem Stamme aufsitzen, ganz verholzte, sodafs das Lumen der Zelle, wenn das Aestchen abfällt, doch nach aufsen geschlossen ist. Verdienen nun diese Organe Blätter zu heifsen und ist der Begriff dieser so zu verallgemeinern, dafs es seitliche Organe mit begränztem Wachsthum seien?

Ich mufs abbrechen; sollte Sie etwas spezieller interessiren, so will ich es Ihnen ausführlicher mittheilen. — Sie rathen mir in Ihrem letzten Briefe, so viel möglich zu publiciren. Ich bin ihrem Rathe zuvorgekommen und schicke Ihnen hier einige kleine Aufsätze (die Untersuchung über Batrachospermum finde ich jetzt ziemlich unvollkommen). Doch das ist alles noch wenig; ich hoffe nun erst anzufangen. Die Zeit, sagen Sie, sei günstig, und sie müsse benutzt werden, ehe die Interessen sich nach einer andern Seite wenden. Ich hoffe gerade, die Zeit wird immer günstiger, und glaube sogar, es sei unmöglich, dafs die neue Richtung in der Botanik je könnte verlassen werden. Die Menschen machen die Zeit, und für unsere Wissenschaft, möchte ich sagen, haben Sie die Zeit gemacht. Anatomie und Physiologie lebten bisher von Curiositäten, die mehr der Zufall als das Bewufstsein der Forscher hervorbrachte. Daher waren sie denn manchen Wechselfällen ausgesetzt; und vor ihnen hatte die spezielle Botanik wenigstens den Schein einer systematischen Einheit voraus. — Seit Sie aber von dem Elementarorgane durch seine Bildungsweise gezeigt haben, dafs es etwas Individuelles (sozusagen ein organisches Atom) ist, so wird das Aufbauen der Pflanze und des Pflanzenreichs nach philosophischen oder mathematischen Gesetzen aus den Elementen nicht nur möglich; sie ist nothwendig gegeben. — Jedes systematische und physiologische Gesetz kann nun möglicher Weise auf eine wissenschaftliche Grundlage zurückgeführt werden. Die ganze Wissenschaft macht den Fortschritt von der Zufälligkeit zur Nothwendigkeit; und ich bin überzeugt, die Geschichte wird einmal als den Wendepunkt die Entdeckung der Zellenbildung hinstellen und von da eine neue Aera beginnen. Der Fortschritt der Wissenschaft kann nun aber schneller oder langsamer stattfinden. Um ihn recht zu befördern, habe ich gedacht, dafs ein Journal, das ausschliefslich der neuen Richtung angehörte und ihre Interessen verträte, von grofsem Nutzen sein könnte. Ich hätte grofse Lust, an einem solchen zu arbeiten, fühle aber kaum den Muth, auf eigne Faust

eines anzufangen. Ich könnte es nur, wenn ich Ihrer thätigen Mitwirkung versichert wäre; am liebsten freilich möchte ich, wenn Sie sich bei der Herausgabe selbst betheiligen wollten. Ich nehme daher die Freiheit, Sie zu fragen, ob Sie sich entschliefsen könnten, mit mir ein botanisches Journal zu begründen. Ich würde mir für einmal die Entwicklungsgeschichte der Kryptogamen zur Aufgabe stellen, und den Anfang mit den Algen machen, deren Studium ich fortzusetzen gedenke. — Wenn auch ein solches Journal für die ersten Jahre mit einer geringern Ausdehnung sich begnügen müfste, so gilt das gleich viel. Einmal ist für die nächste Zeit das wichtigste, dafs die neue Richtung zur Anerkennung gelange; anderseits hoffe ich, könnten nach und nach auch andere Kräfte, namentlich jüngere aus Ihrer Schule hervorgegangene, dafür thätig werden. — Sie verwundern sich vielleicht, mein verehrter Lehrer, dafs ich mit einem solchen Antrage vor Ihnen zu erscheinen wage, ohne noch Beweise von meiner Fähigkeit abgelegt zu haben. Ich kann Ihnen auch für jetzt blofs die Versicherung geben eines festen Muthes und einer freudigen Begeisterung für die Wissenschaft. Die Ausdauer wird mir auch nicht fehlen; und vermögen diese drei nicht schon viel für sich? —

Sie haben mir einige Aufträge nach Italien ertheilt; es thut mir sehr leid, dafs ich nicht im Stande war sie zu erfüllen. Hypocistus wachst in Neapel selten; ich habe ihn mehrmals vergeblich gesucht. Ich habe aber Auftrag gegeben, mir denselben zu sammeln, und hoffe ihn zu erhalten. — Chamaerops wächst in Unteritalien blofs auf Capri und an einigen Orten in Sicilien; an ersterm Orte sah ich sehr schöne Stämme an einer Felswand. Ich bin 2mal hingefahren, aber es war unmöglich einen herunter zu bekommen; in Messina kommt er gar nicht vor.

Darf ich Sie bitten, mich baldigst mit einer Antwort zu beehren. Ich freue mich sehr auf die Bücher, die Sie mir versprochen, und danke Ihnen im Voraus vielmal.

Empfangen Sie, mein verehrtester Freund, die Versicherung dankbarer Erinnerung und aufrichtiger Hochachtung von Ihrem

Kilchberg den 29. Oct. 1842. Karl Nägeli.

Schon in dem angeführten Briefe setzt Nägeli seinen Lieblingsplan, der ihn damals beschäftigte, eine botanische Zeitschrift, die ein Zentralorgan der neueren Richtung auf dem Gebiete der botanischen Wissenschaft werden sollte, seinem Freund und Lehrer eindringlich auseinander, ihn zur Mitherausgabe desselben zu bewegen suchend.

Mit dieser Idee beschäftigen sich nun die drei folgenden Briefe aus Zürich, den 21. Februar 1843, Kilchberg, den 15. April 1843, und Zürich, den 28. September 1843, also lautend:

Verehrtester Freund!

Für Ihren letzten Brief danke ich Ihnen recht sehr; ich beantworte ihn erst jetzt, weil ich warten wollte, bis ich Ihnen etwas bestimmteres in Bezug auf meinen früheren Vorschlag sagen könnte. Ich habe indefs Rücksprache mit einem Buchhändler genommen; derselbe anerbot mir sogleich, das Journal ohne Honorar zu verlegen, und, im Falle sich ein Gewinn ergeben würde, denselben mit mir zu teilen; allfälligen Verlust würde er allein tragen. Ich hatte zu jedem Druckbogen eine lithographierte Tafel in 8 verlangt. Diefs geschah einige Tage, ehe ich Ihren Brief empfieng. Seitdem verlangte ich, da Sie mir keinen direkten Abschlag gegeben hatten, für Sie eine Begünstigung, im Fall Sie sich auf irgend eine Weise bei dem Unternehmen betheiligten. Der Buchhändler biethet Ihnen nun für den Bogen 1 Louisd'or Honorar. — Diefs ist nun freilich nicht viel; ich weifs auch nicht, ob und was für Propositionen Ihnen Mohl und Schlechtendahl gemacht haben. Ich hoffe aber, dafs Sie um der Idee willen meinen Vorschlag nicht zurückweisen. — In Bezug auf den Nutzen und die wissenschaftliche Bedeutung eines solchen Journals will ich nichts sagen; Sie wissen das viel besser als ich. — Es ist aber gewifs nicht gleich, ob dem bewufsten Fortschritt (ich glaube die neue Richtung in der Botanik kann sich mit Recht diesen Titel als den bezeichnendsten vindiziren), blofs ein untergeordneter Raum in einem andern Journal od. ob ihm ein eigenes Organ zu Geboth steht. Im letztern Fall besitzt er den grofsen Vortheil, sich möglichst frei zu bewegen; aber fast der gröfsere Vortheil, wie ich glaube, liegt in der äufseren Anerkennung, die er gefunden, und die beim Publikum (auch beim gelehrten) gewifs von grofser Bedeutung ist. Dazu kommt, dafs Mohl (trotz seiner grofsen Verdienste) ein starrer Anhänger des Alten ist, wozu seine neuste Arbeit über die Cuticula einen frappanten Beweis liefert. — Der Fortschritt ist aber so grofs, und die Leute sind von der Schule her so gewöhnt, blofs einzelne abstrakte Momente aufzufassen und diese zu combiniren, statt die verschiedenen Erscheinungen der gleichen Thatsache zu einer continuirlichen Bewegung zu vereinigen und eine Formel dieser Bewegung zu suchen; dafs jener Fortschritt, wenn er nicht Gefahr laufen will, in vielen seiner Theile zur Tradition zu werden, eben eine äufsere Anerkennung und zugleich ein stetiges Organ suchen mufs,

wo er auf jeden Einwurf antworten, jede Vernachläfsigung rügen, die nöthige Anregung geben und überhaupt auf die Entwicklung der Dinge mafsgebend einwirken kann. — Das ökonomische eines solchen Unternehmens biethet freilich wenig erfreuliches. Was mich jedoch betrifft, so suche ich dabei auch keinen derartigen Vortheil; denn der halbe Netto-Gewinn wird sich nach der Rechnung der Buchhandlung wohl auf 0 reduciren. Nicht dafs mir meine Lage erlaubte auf den Gelderwerb zu verzichten. Allein ich bin noch jung, und ich sehe wohl ein, dafs immer ein Theil der wissenschaftlichen Thätigkeit und gerade der, welcher wahrhaft fördert, unentgeltlich geleistet werden mufs. Der Buchhändler verspricht übrigens, wenn das Journal einigermafsen Absatz findet, ein bestimmtes Honorar zu zahlen, wobei es auch möglich werden kann, das Ihrige besser zu stellen. — Ich halte es daher im Interesse des Publikums, des Verlegers und der Redaktion, dem Unternehmen von Anfang eine geringe Ausdehnung zu geben; es wird seinen Zweck erreichen, ohne von einer Seite ein grofses Opfer nöthig zu machen. In diesem Jahr möchte ich noch 2 Hefte jedes von 6 Bogen erscheinen lassen; die Zahl der Kupfertafeln ist mir freigestellt. Ueberhaupt möchte ich dem Journal keine bestimmte Ausdehnung geben, sondern die Zahl jährlicher Hefte von Zeit und Umständen abhängen lassen, und allenfalls blofs ein Maximum und ein Minimum festsetzen. — Was nun überhaupt die Möglichkeit ökonomischen Bestandes einer solchen Zeitschrift betrifft, so ist ihr das Leben allerdings saurer gemacht worden durch Mohl's neue Zeitung; und doch glaube ich, dafs sie jetzt eher existiren könne als vor 1 od. 2 Jahren, wegen des neuen Aufschwungs, den die wissenschaftliche Botanik durch Ihr Buch erhalten hat, und besonders wenn Ihr Name dabei genannt wird. Zudem schreibt Mohl eine Zeitung, durch die ohne Zweifel die Flora eingehn mufs. Die Linnäa würde wahrscheinlich genöthigt sein, sich auf das systematisch-floristische Feld zurückzuziehn, sodafs dann unsere Zeitschrift das einzige pflanzenphysiologische Journal wäre. Es erfordert zwar eine beträchtliche Beigabe von Abbildungen, aber auch diese können sich, wenn sie auf das nöthige beschränkt werden, bedeutend reduciren. — Ueberdem glaube ich, dafs von Zeit zu Zeit (alle Jahr, alle 2 Jahre) eine Uebersicht der wissenschaftlichen Fortschritte gegeben werden sollte; nicht ein Jahresbericht in Meyens Art oder eine Bücherschau nach der Manier der Linnäa; sondern blofs ein Resumée des Fortschrittes; wo genau angemerkt würde, um wieviel die Wissenschaft fortgerückt sei, welche neuen Ideen sich geltend gemacht, welche

neuen Thatsachen von wesentlicher Bedeutung zu Tage gefördert wurden. Damit wäre nothwendig eine Kritik der bedeutendern Erscheinungen in der Litteratur verbunden, wobei alles, das nichts für den Fortschritt ergäbe, übergangen würde. Diefs wäre nun schon eine Abtheilung ohne Abbildungen. — Aber auch die Systematik darf einem solchen Journal des Fortschritts nicht fern bleiben; nicht die Systematik, wie sie bis jetzt betrieben worden, sondern wie sie anzustreben ist: die Systematik, die die Physiologie zu ihrer Grundlage macht, und die die Pflanzen nach absoluten physiologischen Gesetzen zu trennen sucht (Beispiel: Synechophyten, Teleophyten; — ich werde auf diese Weise die Algengattungen unterscheiden). — Wieder eine Abtheilung, die meist der Abbildungen entbehren wird. — Ich glaube somit, dafs das Journal ökonomisch wohl bestehn kann, wenn es ein Publicum findet. Das wird es aber nur können, wenn es unter dem Schutze Ihres Namens steht. Ich ersuche Sie daher noch einmal, entweder Theil an der Redaction zu nehmen, oder mir zu erlauben, ausdrücklich zu erwähnen, dafs das Journal mit Ihrer besondern Theilnahme erscheine. — Für den Vertrieb des Journals wäre es vielleicht etwas besser, wenn es in Leipzig erschiene. Allein die hiefsige Buchhandlung, die es übernehmen will, ist die erste in Zürich (Orell Füfsli u. C.), und auch in Deutschland sehr bekannt; auch kann es beim jetzigen Betrieb des Buchhandels kaum einen fühlbaren Unterschied machen. Zudem ist es gut, wenn für den Druck und die Abbildungen die Aufsicht nahe ist. —

Ich habe früherhin von Mohl eine Einladung erhalten, zur Publikation von kleineren Sachen seine Zeitung zu wählen. Ich ziehe aber wegen der gröfseren Freiheit ein eigenes Journal bei weitem vor. Doch will ich Ihnen, im Falle Sie es für gut finden sollten, freistellen, zuerst noch mit Mohl und Schlechtendahl zu unterhandeln; wobei ich Sie bitte diefs auch in meinem Namen zu thun. Ich glaube aber, dafs, wenn die Vortheile eines eigenen Journals aufgegeben werden, dann beim Anschlufs an die beiden andern (bot. Ztg. u. Linnäa) billigermaafsen ein Honorar verlangt werden dürfte, und, woran mir im Interesse des Fortschrittes noch mehr liegt, eine äufsere Anerkennung: dafs z. B. auf den Titel beider Zeitschriften gesetzt würde „unter besonderer Mitwirkung von . . .“. Damit wäre die Redaction gezwungen, die neue wissenschaftliche Richtung öffentlich anzuerkennen, und die letztere erhielte vor dem Publikum die Aufforderung, ihre Intressen thätig zu vertheidigen. Doch wäre mit einem besondern Journal in dieser Beziehung jedenfalls mehr geleistet; daher ich auch ein solches vorzöge

Ich hätte Ihnen, mein theurer Freund, gerne weitläufiger über Ihr Buch geschrieben, wenn nicht der Brief schon so grofs geworden wäre. Ich sage Ihnen meinen verbindlichsten Dank für die vielen Geschenke, mit denen Sie mich erfreut haben, und für den geistigen Nutzen, den ich draus gezogen habe. Wenn ich ein Urtheil über Ihre wissenschaftl. Botanik ablegen sollte, so wäre es kaum ein anderes, als dafs sie von der Art ist, dafs ich den zweiten Theil kaum erwarten kann. Gegen den 2ten Abschnitt kann ich im Allgemeinen gar nichts einwenden; in einzelnen Punkten bin ich etwas abweichender Ansicht. Dieselbe scheint mir überall daraus hervorzugehn, dafs ich mehr meine Untersuchungen an niedern Pflanzen gemacht habe, und daher glaube ich, dafs in vielen Fällen Ihr Gesetz nicht weit genug sei. Der am tiefsten eingreifende Punkt, worüber ich differire, ist die theoretische Ansicht über Bildung der Zelle und des Zelleninhalts. Ich mufs nämlich, theils aus den Gründen, die ich Ihnen in meinem letzten Briefe geschrieben habe, theils aus andern, die seitdem dazu gekommen sind, wenigstens Zellenkerne und Chlorophyllkügelchen (ob auch Amylum, weifs ich noch nicht) für Bläschen mit einem mehr od. weniger flüssigen Inhalt ansehn. Dadurch würde dann die Analogie der Zellbildung mit der Krystallisation unmöglich. — Mehr weiche ich ab in Bezug auf die methodologische Einleitung; — obgleich mir alles Kritische recht eigentlich aus der Seele gesprochen ist, begreife ich dagegen das synthetische nicht ganz, z. B. die normgebende Eintheilung der Materie in: in Qualitatives, Bewegliches und Gestaltbares. Die Qualität fordert doch den Gegensatz der Quantität; und die erste Aufgabe der Wissenschaft scheint mir, die Quantität von der Qualität zu trennen. — Die Bewegungen und Gestaltungen sind doch auch qualitativ verschieden; ich kann also überhaupt den Unterschied dieser 3 Kathegorien nicht einsehn. Ich werde mich hierin sehr gerne belehren lassen; bis jetzt aber dachte ich mir folgendes. Alle Verschiedenheiten sind quantitativ od. qualitativ; die Naturforschung will nur die allgemeinen Gesetze oder die reinen Qualitäten. Sie mufs daher die Quantitäten oder die Erscheinungen der Gesetze in letzter Instanz immer vernachläfsigen; diese dienen ihr nur dazu, um zu jenen zu gelangen. Wo etwas individuelles od. quantitatives mit unterläuft, ist es immer ein Beweis, dafs man das Gesetz noch nicht gefunden hat. Alle Qualitätsunterschiede gehören der Physik, der Chemie und der Naturgeschichte; diese Gebiethe können nicht durch Unterscheidungsmerkmale, aufser ihnen und auf logischem Wege gefunden, getrennt werden, sondern man

mufs dieselben in ihnen selbst (also empirisch) suchen. Die wahren qualitativen Differenzen sind noch nicht gefunden. — Die Botanik kann eher, als die Naturwissenschaften überhaupt, systematisch eingeteilt werden, weil sie ein bestimmtes Element hat. Die bot. Systematik enthält die Entwicklung des Pflanzenreichs von der Protococcuszelle zu den Leguminosen; die Physiologie der Entwicklung jeder einz. Pflanzengattung von der Spore zum Ausgebildeten Individuum. Für die Physiologie scheint es mir daher blofs 2 Abtheilungen zu geben 1) die Lehre von der Entstehung und den Funktionen der Zelle 2) die Entstehung von einzelnen Organen und ganzen Pflanzen aus der Zelle, wobei natürlich die Funktionen der Organe und der Pflanzen auf jeder einzelnen Entwicklungsstufe inbegriffen sind.

Ich behalte mir vor, Ihnen noch spezieller in Bezug auf einzelne Punkte meine Ansichten mitzuteilen. Für diefsmal möchte ich Ihnen blofs die Angelegenheit des Journals recht ans Herz legen. Wenn Sie mir Ihren Beistand leihen, so wird es sich Bahn brechen. Ich hoffte, Sie würden dazu vielleicht die „Fortschritte“ schreiben, was jetzt um so leichter und erfolgreich sein wird, als Ihre wissenschaftliche Botanik hiefür als Grundlage und Ausgangspunkt dienen wird. — Ich hätte übrigens im Sinne, bald ein Heft erscheinen zu lassen, und möchte Sie dafür, wenn Ihnen möglich ist, um eine Abhandlung ersuchen.

Ich habe mit wahrem Bedauern aus Ihrem Briefe gelesen, dafs Sie gezwungen sind, der Botanik nicht ausschliefslich leben zu können; — und bedaure noch mehr, dafs meine Verhältnisse ebenfalls nicht glänzend sind, und mir nicht erlauben, eine alte Schuld abzutragen, zu der mich Dankbarkeit und Freundschaft verpflichten. Ich hoffe, dafs recht bald Ihre grofsen Verdienste besser anerkannt und belohnt werden.

Darf ich Sie bitten mir Ihre Antwort recht bald zukommen zu lassen, wenn auch nur kurz, da Sie ohne Zweifel noch mit dem Manuscript für den 2ten Theil beschäftigt sind.

Mit aufrichtiger Dankbarkeit und Hochachtung

der Ihrige

Karl Nägeli.

Zürich den 21. Febr. 1843.

Sobald ich etwas besser Zeit habe, werde ich Ihnen eine kleine Sammlung von Pflanzen namentlich von Algen schicken, die ich aus Italien mitgebracht habe. — Mein Colleg über

Cryptogamen nimmt mich sehr in Anspruch, da es das erste ist, und da die vornehme Zuhörerschaft (Prof. Henle, Dr. Kölliker etc.) mir besondere Pflichten auflegt.

Mein lieber Schleiden;

Indem ich Ihnen für Ihren letzten Brief und das Vertrauen, das Sie mir schenken, recht herzlich danke, kann ich Ihnen für jetzt wenigstens blofs die Versicherung geben, dafs ich mein möglichstes thun werde, um desselben würdig zu sein. Da Sie mir das Formelle Ihrer Theilnahme frei stellen, so wähle ich natürlich und mit grofser Freude die Form Ihrer Mitredaktorschaft, — und ich will Ihnen in Kurzem sagen, was ich nun mit der Buchhandlung abgeschlossen. Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik von M. J. Schleiden und K. Nägeli. — Zürich bei O. F. u. C.“ Da die Ausdehnung derselben unbestimmt ist, und nicht maafsgebend und fesselnd für die Redaktion sein soll, scheint es mir besser, nach Heften als nach Jahrgängen zu numeriren. Die Hefte sollen ungefähr 6 Bogen stark sein, Format oktav, Tafeln unbestimmt, im Nothfall colorirt, jeder der Redactoren erhält 3 Freiexemplare, für den Bogen wird ohne Unterschied 3 grofse Thaler (8 fl. 15 kr.) bezahlt, in diesem Jahr erscheinen noch 2 Hefte. —

Als Format habe ich Oktav vorgezogen, weil kleine Hefte sich so etwas besser ausnehmen; die Tafeln können, wenn es nöthig ist, immerhin Quartformat besitzen, und dann gefaltet werden. Gegen das Illuminiren trägt der Buchhändler einiges Bedenken, weil nur das Papier dafür doppelt theurer zu stehen kommt. — Da Sie bestimmt verlangten, dafs ein gleichmäfsiges Honorar bezahlt werde, so anerbot er mir 3 Thaler per Bogen, wofür dann keine Ausrechnung gehalten wird. Mir ist diefs natürlich lieber; — und dafs ich ein gleiches Honorar wie Sie beziehen soll, dafür finde ich nur darin eine Beruhigung, dafs mir die Correktur obliegt. Ich hätte vielleicht jetzt schon ein gröfseres Honorar erpressen können, aber es schien mir unpolitisch. Der Buchhändler mufs wenigstens soviel Zutrauen gewinnen, um die Zeitschrift fortzusetzen. — Wenn es verlangt wird, so sollen von einzelnen Abhandlungen 10—20 Separatabdrücke gegeben werden, doch nur so dafs sie nicht besonders gesetzt sondern als Bogen der Zeitschrift (also wie bei der Flora) verabfolgt werden. — Ich wünschte, das erste Heft bald erscheinen zu lassen, und möchte Sie demnach ersuchen mir Ihren Beitrag dafür sobald wie möglich zu überschicken. Für den Anfang wird es besonders nöthig sein, einer-

seits das Publikum durch Interessantes und Mannigfaltiges zu gewinnen, anderseits dem Buchhändler durch geringe Ausgaben (wenig Tafeln) Muth zu machen. Ins erste Heft habe ich 1) eine allgemeine Einleitung, 2) einen Aufsatz über Zellenbildung, Zellenwachsthum und Zellenkerne 3) über Spiralfadenorgane an keimenden Farren 4) Mittheilungen über Entwicklungsgeschichte der Algen, soviel Raum übrig bleibt. — In der Einleitung habe ich im Sinne die Forderungen, die die Logik an die Naturwissenschaften stellt, nach meiner Abstraktionsweise (wie Sie es nennen) herzuleiten, insbesondere für Botanik, und da für allgemeine und spezielle Botanik, was den Anlafs geben kann über einige allgemeinere Punkte wie Unterscheidung von Thier und Pflanze, über Metamorphose, Morphologie, über Genus und Spezies etc. zu reden. Ich hoffe, Sie werden keine philosophischen Träume fürchten; wenigstens stimme ich Ihnen, was Sie über Naturphilosophie gesagt, im Ganzen vollkommen überein. Auch geht meine Forderung an die Logik für einstweilen nicht weiter, als dafs sie einen klaren Begriff über Quantität und Qualität und über Allgemeines und Spezielles gewähre; damit die Empirie eine Norm besitze, nach welcher sie das Wesentliche vom Unwesentlichen, das Gesetzmäfsige vom Zufälligen unterscheiden, und das Mannigfaltige richtig über und unterordnen kann. Die Correspondenz ist für solche Besprechung zu enge; bei mündlicher Unterredung glaube ich würden wir eher zusammenkommen, da ich wenigstens der Erfahrung ein unbedingtes Criterium vindizire, und durch eine unbestreitbare und widersprechende Thatsache ohne Zögern eine Theorie aufgebe. Ich stimme daher vollkommen mit ihrem Buche überein, wo sie von der Erfahrung und vom verständigen Urtheil aus bisherige Ansichten und gedankenlose Behauptungen vernichten. Ich kann aber nicht übereinstimmen mit einigen allgemeinen Schemen und einzelnen Aussprüchen, die sich beide auf nicht genannte und nicht bewiesene logische Grundansichten beziehen, wie z. B. was sie von Gaillosella, von Protococcus und der Eiche sagen. Gaillosella scheint mir vom Krystall wie von der Pflanze gerade ebensoweit verschieden als ein Löwe (wenn Gaillosella ein Thier ist), weil Infusorium und Wirbelthier vom Krystall sich durch das gleiche allgemeine Merkmal, die zellige Struktur unterscheiden, von der Pflanze ebenfalls durch das gleiche allgemeine Merkmal, die quaternäre Zellmembran. (N, O, H, C). Protococcus und Eiche sind aber blofs, Thier und Krystall gegenüber, nebengeordnet als Pflanzen; als bestimmte Pflanzen verhalten sie sich zu einander wie über und untergeordnetes,

weil die einzelnen Entwicklungsstufen des Pflanzenreiches den Entwicklungsstufen der höchsten Pflanze entsprechen. — Da die Einleitung zugleich eine Art Programm für die Zeitschrift sein und darin ausgesprochen werden soll, was in Physiologie und Systematik anzustreben ist, so will ich Ihnen dieselbe mittheilen, insofern Sie es wünschen. —

In dem zweiten Aufsatz will ich aufser der Zellenbildung um den Kern, die Zellenbildung um den ganzen Inhalt der M.-Z. geltend machen; zwischen gleichförmiger Ausdehnung der gebildeten Zelle und Spitzenwachsthum (neue Membranbildung an der Spitze) unterscheiden, für letzteres wieder zwischen begränztem und unbegränztem Spitzenwachsthum; und endlich zeigen, dafs der Zkern ein Bläschen (oder Zellchen) mit verschiedenem Inhalt ist. — Der dritte (kleinere Aufsatz) enthält die interessanteste Untersuchung, die ich diesen Winter gemacht habe. Keimende Farren besitzen (am Keimblatt) eine Menge von Organen, ganz ähnlich den Antheridien der Lebermoose. Sie bestehn aus einer umschliefsenden einfachen Zellschicht und einer Menge kleiner Zellchen, jedes mit einem beweglichen Spiralfaden. Diese Beobachtung kann wichtig werden für die Deutung der sog. Antheridien. Wichtiger ist mir jetzt 1) dafs die Bewegung dieser ziemlich grofsen Spiralfaden (eher Spiralbänder) auf eine einfache und regelmäfsige Bewegung, nemlich Drehen um die Achse, zurückgeführt werden kann 2) dafs sie aus Schleim (NOHC) bestehe, woraus sich dann ungezwungen das Gesetz ergiebt, dafs der selbständigen Bewegung in den Organismen blofs die stickstoffreichen Substanzen dienen: 1) Beweglichkeit der Thierzellen (Infusorien, contraktile Oberhautzelle) 2) Bewegung der freien Spiralfaden in Pfl. u. Thieren 3) Bewegung des Inhalts der Pfl.-Zellen bedingt durch den Zellenkern 4) Bewegung der Schleimkörnchen in Pfl.-Zellen, die keinen Kern besitzen (Achlya und andere Pilze und Algen); — dagegen Bewegungslosigkeit der Pfl.-Z.-Membran. Für die Meeralgen weifs ich nun des bestimmtesten, dafs die sich bewegenden Zellen Aelterer und wieder Agardh's des jüngern keine Sporen sind; Achlya will ich noch einmal untersuchen, da Sie hier als Gewährsmann auftreten. Im vorigen Winter habe ich sie für Infusorien genommen, da ich einige hellere kreisförmige Stellen für „Magensaite" (Ehrenberg) deutete, und an mehreren einen fadenförmigen Anhang („Rüssel") sicher wahrnahm.

Ich denke somit, dafs wenn Sie mir noch 1 oder 2 Abhandlungen schicken Stoff genug fürs erste Heft vorhanden ist. Ich ersuche Sie aber dringend, Ihre Beiträge so beträchtlich als möglich zu machen,

um der Zeitschrift gleich von Anfang eine schöne Ausstattung zu geben. Zugleich bitte ich Sie mir zu sagen, ob wir eine öffentliche Ankündigung geben sollen, oder ob Sie das einfach dem Buchhändler überlassen wollen; ferner ob wir brieflich einige Botaniker zu Beiträgen auffordern sollen wie allenfalls Unger, Wydler, Göppert?

Empfangen Sie indefs, mein hochverehrtester Freund, die Versicherung einer steten dankbaren Erinnerung

Ihr

Kilchberg, 15. Apr. 1843. Karl Nägeli.

Mein theuerster Freund!

Für den zweiten Theil Ihres Buches sage ich Ihnen im Namen unserer Wissenschaft, für Ihr stetes freundschaftliches Andenken in meinem eigenen den herzlichsten Dank. Es liegt mir so viel auf dem Herzen, was ich Ihnen gerade über die Organologie und Morphologie, wie sie den ganzen Stoff eintheilen, sagen möchte, dafs ich diefsmal ins Einzelne nicht eintreten kann. Ich hoffe später Ihnen über Spezielles schreiben zu können. Ich wünsche Ihnen indefs Glück, dafs Sie uns ein des Anfanges so würdiges Ende gegeben haben. Es ist nothwendig, dafs dadurch in die ganze wissenschaftliche Thätigkeit ein neues frischeres, und zugleich ein verständigeres und bewufsteres Leben einziehe. Sie werden mir verzeihen, wenn ich gerade daraus die Nothwendigkeit herleite, dafs Sie so viel möglich der theoretischen Wissenschaft erhalten bleiben müssen. Jetzt ist erst der Grund gelegt; man sieht jetzt erst, dafs vom ganzen Gebäude noch fast gar nichts steht. Ihre Grundzüge bilden die Negation für die ganze frühere Thätigkeit; ich fafse die historische Bedeutung derselben hauptsächlich von dieser Seite auf. Das mufste vorausgehn; die Unzulänglichkeit der bisherigen Methode mufste in ihrer ganzen Blöfse gezeigt, und die Möglichkeit einer neuen, der Erfahrung und der Philosophie angemessenen Behandlung dargethan werden. Die Geschichte wird diesen gewaltigen Fortschritt anerkennen. Wir Spätere können nichts als auf den gebahnten Weg fortschreiten. Doch will ich Ihnen meine abweichenden Ansichten hiebei nicht verhehlen. An der Methode, von der ich hier spreche, halte ich blofs das für richtig und durch den Fortgang der Wissenschaft unumstöfslich, dafs die Grundlage überall die Zelle bildet. Ich glaube aber, dafs in Physiologie und Systematik von dieser aus anders aufgebaut werden müsse. Obgleich ich hier wieder auf eine Grundverschiedenheit unserer Abstraktionsweise stofse, so will ich ihnen doch meine

Ansichten in Kurzem darüber sagen. Physiol. und Syst. haben den gleichen Inhalt; sie sind blofs in der Anordnung desselben verschieden. Beide gehn vom spezifisch-speziellen aus, und schreiten zu allgemeinen Begriffen fort. Ein Ausgehen vom Allgemeinen ist nach meiner Ansicht immer ein speculatives Verfahren und blofs in den formellen Wissenschaften anwendbar. In der Systematik setzt man nicht die allgemeinen Begriffe, wie sie uns die Physiologie biethet, sondern wie wir sie in der Systematik selbst erkannt haben. Man stellt sie aber, wiewohl sie letztes Resultat sind, doch voran, eben weil man das Resultat lehren will, und nicht den Weg, wie man zum Resultat gelangt ist. — Die Physiologie thut das gleiche; beim Studium schreitet sie vom Einzelnen zum Allgemeinen fort; in der übersichtlichen Darstellung geht sie den umgekehrten Weg. — Die Systematik betrachtet die Pflanze als Ganzes, wo alle verschiedenen Lebensprocesse einen individuellen Organismus zusammensetzen. Jede Art mufs die Entwicklungsgeschichte unsers Organismus enthalten. Das ganze systematische Gebäude ist die Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreiches. — Die Physiologie untersucht nicht die ganze Pflanze, sondern ihre organischen Theile, ihre einzelnen Lebensprocesse und zwar vergleichungsweise in allen Pflanzen. Sie enthält also die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Processe und Organe; und ist selbst die Entwicklungsgeschichte der Pflanze im Allgemeinen. — Aus diesem Grunde würde ich die Physiologie anders eintheilen, als dies von Ihnen im zweiten Theil geschehen ist. Ich würde das Princip der Eintheilung in dem Begriffe der Pflanze selbst suchen; vor allem aus also 2 Theile: die Lehre von der Vegetation und die Lehre von der Reproduktion begründen; im erstern die Lehre von der Zelle und vom Organ abhandeln; bei der Lehre vom Organ die Morphologie im Allgemeinen, ferner die Lehre vom einzelnen Organ (Stamm, Blatt, Wurzel) entwickeln u. s. w. Der wichtigste Unterschied meiner Anordnung von der Ihrigen wäre der, dafs ich von der Systematik ganz absehe, und mich blofs an den allgemeinen Begriff halten, also z. B. den Begriff des Blattes von den Algen aufwärts bis zu den Phanerogamen in seinen spezifischen Modificationen und seiner allmähligen Ausbildung erfolgen würde. — Die Lehre von der Reproduktion aber sollte nach meiner Ansicht nicht etwa die Lehre von der Sporenbildung, den Sporangien, Antheren, Antheridien, Keimknospen, Früchten, Saamen u. s. w. als solchen (ihre Organologie und Morphologie gehört zur Lehre von der Vegetation), sondern sie müfste einen ganz neuen Inhalt bekommen;

es würde sich darin blofs um die Verhältnisse handeln, nach welchen in der Pflanze irgend ein individuelles Ganze (Zelle, Organ, Pflanzenindividuum) ein neues gleichartiges oder ungleichartiges Ganze erzeugt. Nach einem vorläufigen und flüchtigen Ueberschlag würden sich in dieser Beziehung die schönsten Gesetze nachweisen lassen. Ich beschränke mich für diefsmal auf die gemachten Ausstellungen im Allgemeinen. Dafs dieselben möglich und leicht sind, spricht gerade für Ihre Behandlungsweise; es zeigt von ihr, was immer das wichtigste ist, dafs sie fruchtbar ist, und neue Ideen hervorruft. Wie viele andere Bücher thun diefs nicht, sondern erzeugen dadurch, dafs sie sich einen falschen Schein formeller und natureller Abgeschlossenheit geben, ein widriges Gefühl von wissenschaftlicher Untüchtigkeit und im Leser nichts weiter als eine absolute Negation (Endlicher und Unger). — Ich hoffe Sie werden ein Stündchen finden, mir auf meine Einwürfe eine Antwort zu geben. Ist's blofs eine abgerissene und unausgeführte Idee; sie kann Anlafs zu Berichtigung und Besserung geben. —

Das erste Heft unseres Journal's ist im Druck. Da Sie mir nichts schicken konnten, so nahm ich es auf mich, es allein zu füllen. 1) Aufgabe der Wissenschaft 1 Theil 2) Zellenkerne, Zellenbildung und Zellenwachsthum 1 Th. 3) vollständige Entwicklungsgeschichte der Caulerpa 4) Spiralfadenorgane an keimenden Farren. Das Journal wird den von Ihnen vorgeschlagenen Namen tragen. Ich möchte das zweite Heft gleich darauf erscheinen lassen, und mache Sie darauf aufmerksam, dafs Sie dafür durchaus etwas schreiben müssen. Bei Ihrem vorräthigen Material mufs es Ihnen ja leicht sein, etwas auszuarbeiten; oder auch zum Behuf der Ausarbeitung noch einige Untersuchungen anzustellen. —

In dem Artikel über die Aufgabe der Wissenschaft bin ich von der einzelnen Erscheinung ausgegangen, habe zu zeigen gesucht, wie sie für sich die Erkenntnifs einer Thatsache nicht begründen könne, sondern wie es dazu aller Erscheinungen von Anfang bis zum Ende also einer vollständigen Geschichte (Entwicklungs-, Wachstums-Gesch.) bedürfe. Ferner, dafs diese Geschichte erst wissenschaftlichen Werth gewinne, wenn sie aller individueller und äufserlicher Momente befreit und als reiner Begriff aufgestellt werde. Für jede naturgeschichtliche Thatsache bedürfe es also des Begriffes in der Form einer allgemeinen und absoluten Bewegung. Diefs ist eigentlich etwas höchst triviales; es wird aber, wie ich sehe, fast von allen vernachläfsigt, und gewifs sind sich nur sehr wenige dieser wissenschaft-

lichen Methode bewufst. Ich glaube, Sie werden darüber mit mir ganz einverstanden sein. Ich finde, dafs Sie beide Forderungen an verschiedenen Orten ausdrücklich an die Wissenschaft stellen. Ich lege einen Entwurf zu einer allfälligen Vorrede bei, in welchem die beiden Ideen ausgesprochen sind, als Bedingungen, unter denen blofs ein Artikel in die Zeitschrift aufgenommen werden soll. Die Form kann gemildert und geändert werden. Wenn Sie nicht damit einverstanden sind, so kann die Vorrede entweder ganz wegbleiben, oder ich ersuche Sie mir eine andere zu schicken. Auch werden Sie mir schreiben, ob eine sonstige ähnliche öffentliche Aufforderung ergehn soll. Es ist zwar voraus zu sehn, dafs es nicht viel nützen wird. In der Vorrede könnte es aber der Höflichkeit halber geschehn.

Indem ich einer gefälligen Antwort von Ihnen baldestens entgegensehe, wiederhohle ich die Versicherung meiner dankbarsten und wärmsten Freundschaft Ihr

Zürich den 28. Oct. 1843. Karl Nägeli

Addresse: im botanischen Garten.

Was nun diese „Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik" betrifft, als deren Herausgeber an erster Stelle M. J. Schleiden fungierte, mufs hier bemerkt werden, dafs die ganze Arbeitslast und zwar sowohl die des Schriftleiters als des schöpferischen Schriftstellers ausschliefslich auf den Schultern Nägelis ruhte, indem Schleiden nur seinen Namen hergab, selbst aber zu den vier Heften nicht eine einzige Zeile lieferte. Wahrhaft erstaunlich ist die Fruchtbarkeit und Vielseitigkeit Karl Nägelis, die er auch hier betätigte. Er schrieb u. a. für Heft I die sehr umfangreichen Abhandlungen: „Über die gegenwärtige Aufgabe der Naturgeschichte, insbesondere der Botanik." 1. Teil, „Zellenkern, Zellenbildung und Zellenwachstum bei den Pflanzen", 1. Teil, „Caulerpa prolifera Ag." und „Bewegliche Spiralfäden an Farren"; für Heft II: „Über die gegenwärtige Aufgabe der Naturgeschichte, insbesondere der Botanik". 2. Teil, „Über einige Arten der Gattungen Hieracium", „Wachstumsgeschichte von Delesseria", „Hypoglossum" und „Wachstumsgeschichte der Laub- und Lebermoose" und für das dritte und vierte Heft: „Zellenkern, Zellenbildung und Zellenwachstum bei den Pflanzen", 2. Teil, „Bläschenförmige Gebilde im Inhalt der Pflanzenzelle", „Über das Wachstum des Stammes", Über das Wachstum und den Begriff des Blattes", „Über die Fortpflanzung der Rhizocarpeen", „Polysiphonia" und

„Herposiphonia“. Mehr Unterstützung fand er bei seinem Freund Kölliker, der für das zweite Heft die umfangreiche Abhandlung: „Die Lehre von der tierischen Zelle und den einfacheren tierischen Formelementen, nach den neuesten Fortschritten dargestellt“, beisteuerte. Sogar der Entwurf einer Vorrede zu dieser „Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik“, die von Schleiden und Nägeli unterschrieben wurde, rührte, wie schon aus letzterem Briefe ersichtlich ist, von Nägeli allein her, obschon darin immer von „Wir“ die Rede ist, und lautet also:

Entwurf einer Vorrede.

Wir beginnen diese Zeitschrift, um nach Vermögen zwei Ideen verwirklichen zu helfen, ohne welche, nach unserer Ansicht, ein wirksamer und nachhaltiger Fortschritt in der Wissenschaft nicht gedenkbar ist. Die erste dieser Ideen fordert, dafs für jede Thatsache ihre vollständige und gründliche Kenntnifs durch die Entwicklungsgeschichte derselben gewonnen werde. Die zweite will für jede Thatsache ihren wesentlichen Begriff erlangen, dadurch dafs ihr alles Aeufsere, Zufällige und Individuelle abgezogen wird, und so überhaupt absolute Begriffsunterschiede begründen. Diese beiden Ideen sollen in den ersten Heften theoretisch entwickelt, und ihre praktische Anwendung gezeigt werden.

Wir werden daher in Physiologie und Systematik Alles aufnehmen, was die vollständige Geschichte einer Pflanze, eines Organs oder eines Processes begründet oder durch einzelne Beiträge begründen hilft; ferner Alles, was für die gleichen Gegenstände ihre unveränderlichen Merkmale und dadurch ihre absoluten und ausschliefsenden Unterschiede feststellt. Wir werden dagegen Alles ausschliefsen, was nicht die reine Wissenschaft fördert, sondern in den Bereich ihrer praktischen Anwendung fällt; Alles, was zwar die Theorie fördern soll, aber nur abstrakte Zustände und nicht die lebendige Bewegung berücksichtigt; endlich Alles, was nur dazu dient, Eintheilungen und Unterschiede nach unwesentlichen, rein quantitativen Verhältnissen, nicht nach wirklichen Qualitäten aufzustellen.

Wir wenden uns an alle Botaniker mit der Aufforderung, die Tendenz unserer Zeitschrift durch Beiträge, welche die Wissenschaft auf die eine oder andere Weise fortbilden, zu unterstützen, und ersuchen sie, dieselben an die Verlagshandlung einzusenden.

Wie wenig Anteil der Mitherausgeber Schleiden an dem Inhalt der Zeitschrift hatte, erkennt man auch aus dem Begleit-

schreiben Nägelis aus Zürich den 22. Mai 1844, womit er dem „Mitherausgeber“ drei Exemplare des ersten Heftes mit nachstehenden Zeilen übersandte:

Sie erhalten, mein hochverehrtester Freund, beiliegend 3 Exemplare des ersten Heftes der bot. Zeitschrift; ich empfehle den Inhalt Ihrer nachsichtigen Beurtheilung. Ich habe 1 Exemplar an Herrn Prof. Mohl und 1 Exemplar an die bot. Gesellschaft in Regensburg geschickt.

Mit freundschaftlicher Ergebenheit Ihr

Zürich, 22. Mai 1844. Carl Nägeli.

Den Schlufs meiner Mitteilungen möge eine leider Fragment gebliebene Zuschrift ohne Datum, aber wohl gleichfalls aus dem Jahre 1844 herrührend, bilden, worin Nägeli seinem Lehrer Glück wünscht zu seiner Vermählung und zugleich seiner Hoffnung Ausdruck gibt, dafs die wissenschaftlich-kritischen Differenzen, die zwischen ihnen bestanden, das freundschaftliche Verhältnis zwischen ihm und Schleiden nicht stören werden. Ungemein wohltuend berührt darin auch der Freimut, womit der jüngere Botaniker dem älteren Kollegen gegenüber seinen abweichenden Standpunkt bekennt.

Mein theuerster Freund!

Eben wollte ich die Feder ergreifen, um mich zu erkundigen, ob mein letzter Brief den Weg nach Jena gefunden hätte, zugleich aber und noch mehr, da ich daran kaum zweifeln konnte, um Ihnen eine meine Person betreffende freudige Nachricht mitzutheilen. Nun kommen Sie mir zuvor; es freut mich recht herzlich, dafs Sie endlich zu der Erfüllung Ihrer Wünsche gelangt sind. Schon lange habe ich mit dem lebhaftesten wenn auch stillen Antheil an Ihr häusliches Schicksal gedacht, fast mit dem gleichen mit dem ich Ihre wissenschaftliche Laufbahn verfolgte. Mögen Sie in dem erstern Verhältnisse nun ebensoviel glückliche Befriedigung des Gemüthes finden, als Sie mit geistiger Befriedigung bisher in der Wissenschaft gearbeitet haben. Ich freue mich, Ihnen, als meinem Lehrer und Freund, bei einem so freudigen Anlafs von Neuem mein Interesse an Allem, was Sie betrifft, meine fortdauernde Anhänglichkeit und Dankbarkeit aussprechen zu können.

Meine Theilnahme ist um so gröfser wenigstens um so bewufster, als ich seit 2 Monaten den Verlobungsring an meinem Finger trage,

und ich daher einen ähnlichen Schritt, wie Sie ihn jüngst gethan, wenn auch nicht zu einer ganz bestimmten Zeit, vor mir sehe. Wie das nun auf mein künftiges Lebensschicksal einwirken wird, kann ich zwar im Voraus nicht sagen; zu dem bin ich aber fest entschlossen, mich nicht in ganz praktische Lebensverhältnisse einzuzwängen, und darüber meine theoretischen Studien aufzugeben. Es ist mir, als ob ich von der Wissenschaft und von Ihnen, meinem Meister, eine (wenn auch kleine) Mission empfangen, welche ich durchführen will, wenn mir Leben und Gesundheit bleibt. Sie werden mich in der Zukunft in der Wissenschaft beständig finden, und ich hoffe, dafs ein günstigeres Schicksal für Sie vergönnen wird, dafs auch Sie wieder mehr der theoretischen Wissenschaft zurückgegeben werden.

Dafs wir in den allgemeinen philosophischen Anschauungen uns nicht treffen, thut mir zwar sehr leid: es wird aber gewifs nicht eine Störung in unsern Verkehr bringen, dessen bin ich sicher; es wäre vielleicht nicht der Fall, wenn wir uns mündlich oder einläfslich schriftlich verständigen könnten; es ist vielleicht gerade vortheilhaft, da es die Criterien für die Empirie vermehrt. Denn so wie Sie an mir unbegründete philosophische Theorien finden, so kann ich Ihnen nicht verhehlen, dafs ich in Ihrer theoretischen Einleitung auch nach einer mathematischen Logik nicht Alles als richtig anerkennen kann. Von Hegel, Schelling, Oken bin ich ungeheuer weit entfernt, ohne dafs ich defswegen verkennen möchte, was sie für die jetzige empirische Naturforschung auf dem Wege der Ideen gewirkt haben; das läfst sich vielleicht am befsten bei Vergleichung deutscher, französischer u. englischer Empiriker einsehn. — Mit Ihnen setze ich die Empirie als die einzige Erkenntnifsquelle für reales Wissen; ich will daher von dem letztern auch nicht das Geringste aprioristisch construiren; ich verlange blofs, dafs bei der Gewinnung von Thatsachen, Gesetzen, Begriffen nicht gedankenlos sondern mit der strengsten und schärfsten Logik verfahren werde. — Wir treffen uns somit in den Anforderungen, die wir an die Speculation und an die Erfahrung stellen. Aber wir gehn in der Speculation auseinander. Und da freue ich mich vielmehr darüber, als dafs ich es bedaure, denn ich will gerne meine Eroberungen, die ich im Gebiethe der Erfahrung vermittelst meiner Abstraktionsweise mache, von einem Meister mit einer anderen Abstraktionsweise controlliren lassen. Wenn ich sage, dafs das Princip der Eintheilung der Physiologie in dem Begriffe der Pflanze selbst gesucht werden müsse, so ist das eigentlich nichts anders als was von Allen, freilich ohne es ausdrücklich einzugestehn, gethan wird. Aber der Begriff

der Pflanze verändert sich, schreitet fort, und gleichmäfsig ändern und entwickeln sich die physiologischen Systeme. Allerdings ist der wahre Begriff der Pflanze erst das anzustrebende Ziel; aber wenn einer ein System schreibt, so ruht er vom Streben aus, und fafst seine gewonnenen Ansichten in eine dogmatische Darstellung. Bei dieser nun mufs der allgemeinste Begriff an die Spitze gestellt und aus ihm die untergeordneten Begriffe entwickelt werden. Doch ich finde das auch in Ihren Grundzügen; und da in Ihrem Begriff der Pflanze die Zelle die wichtigste Rolle spielt, so scheint mir auch die Eintheilung in die Lehre von der Zelle und Organologie nothwendig. Da ich aber den Begriff der Pflanze noch schärfer, theils aus ihrer eignen Geschichte, theils aus der Vergleichung mit Crystall und Thier bestimmen möchte, so würde ich auch die Physiologie anders eintheilen. Aber auch bei Ihrer Verfahrungsart scheint mir immer noch die Anordnung des physiologischen Stoffes nach den Anordnungen der Systematik nicht consequent zu sein. —

Ich will abbrechen, da briefweise eine Verständigung doch nicht leicht möglich ist.

Von den Wurzelträgern der Selaginella Kraussiana A. Br.

Von H. Bruchmann.

Hierzu Tafel V und VI.

Bei den Selaginellen finden sich zwischen Blattsprofs und Wurzel eigenartige Organe als Zwischenglieder eingeschaltet vor, die einzeln oder paarweise an den Verzweigungswinkeln der Stengel ihren Ursprung nehmen, blattlos sind und wie der Blattsprofs durch eine derbe Epidermis gegen äufsere Einflüsse geschützt werden. Sie funktionieren als Zuleitungsorgane, indem sie die von den Wurzeln aus dem Boden herbeigebrachten Nährstoffe den Blattsprossen zuführen. Bei einigen Selaginella-Arten treten diese Gebilde durch ihre ansehnliche Gröfse deutlich hervor, so bei den plagiotropen Formen (z. B. bei Sel. Martensii), wogegen sie bei den kriechenden Arten klein und leicht übersehbar erscheinen.

Nägeli und Leitgeb[1]) erkannten zuerst, dafs diesen Organen, welche vorher für Wurzeln gehalten wurden, gerade diejenigen Merkmale fehlen, welche eine echte Wurzel charakterisieren, und nannten sie, da aus ihnen die eigentlichen Wurzeln dieser Pflanzen hervorwachsen, „Wurzelträger".

Über diese Gebilde harren noch eine Reihe von Fragen der Lösung. Einigen Selaginellen werden die Wurzelträger ganz abgesprochen, so von Nägeli und Leitgeb[1]) der Sel. laevigata und der Sel. cuspidata. Nach Wojinowic[2]) fehlen sie der Sel. lepidophylla. Behrens[3]) findet an Sel. dendiculata und Sel. helvetica keine Wurzelträger, sondern nur echte Wurzeln.[4])

Solchen Angaben entgegen ist von mir auf Grund einer Reihe von Beobachtungen die Behauptung aufgestellt worden, dafs alle Selaginella-Arten Wurzelträger besitzen, welche Organe,

---

1) C. Nägeli u. H. Leitgeb, Entstehung u. Wachstum der Wurzeln (Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. Bd. IV 1868 pag. 130).

2) W. P. Wojinowic, Beiträge zur Morphologie, Anatomie u. Biologie der Sel. lepidophylla Spring. Breslau 1890.

3) J. Behrens, Über die Regeneration bei den Selaginellen (Flora, Ergänzungsblatt LXXXIV, 1897, pag. 163.

4) Vergleiche auch Goebel in Schenks Handbuch der Bot. III p. 342 und der Organographie der Pflanzen p. 437—39.

den Umständen entsprechend, klein oder grofs, schwach oder stark verzweigt oder unverzweigt vorkommen.[1])

Die interessante Erscheinung der Umbildung der Wurzelträger in beblätterte Sprosse, über die zuerst von Hofmeister[2]) als „eine bekannte Tatsache" berichtet wurde, und welche darauf Pfeffer[3]) und später Behrens[4]) untersuchten, ist noch nicht entwicklungsgeschichtlich dargelegt. Auch die Wachstumsweise dieser Organe, die Nägeli u. Leitgeb[5]) von Sel. Kraussiana und Sel. Martensii geben, ist nicht in Einklang zu bringen mit der durch Treub[6]) von Sel. Martensii dargelegten anderen Auffassung. In der Literatur wird nun zwar die letztere als die richtige und allgemein für alle Arten gültig angesehen, ob aber mit Recht, haben erst weitere Untersuchungen zu entscheiden.

Endlich begegnet man auch bei der morphologischen Deutung dieser Organe verschiedenen Meinungen. (Vergl. darüber z. B. Goebel, Organographie der Pflanzen p. 439 und Hieronymus, Selaginellaceae in Englers Natürliche Pflanzenfamilien I. Teil, III. Abt. Pteridophyta, Leipzig 1902, pag. 642.) Aber weitere Studien dieser Organe dürften auch in dieser Frage wünschenswerte Aufklärung erwarten lassen.

Hier sollen uns in der folgenden Abhandlung die Wurzelträger der bekanntesten und in unseren Gewächshäusern verbreitetsten afrikanischen Art Aufschlüsse über die Natur dieser Organe bringen.

Die Keimwurzelträger.

Bei dem Studium der Keimesentwicklung von Sel. spinulosa entdeckte ich, dafs diese Keimpflanzen sowie die der anderen Arten dieser Gattung nicht nur ein Wurzelgebilde, sondern stets noch zwei andere dazu am Grunde ihres hypokotylen Gliedes hervorbringen, was bis dahin übersehen war; auch konnte ich die wichtige Tatsache konstatieren, dafs schon diese drei ersten Wurzeln nicht direkt, sondern in kleinen, von der Keimpflanze zunächst gebildeten Wurzelträgern, die wir die Keimwurzelträger nennen wollen, entstehen.

1) H. Bruchmann, Untersuchungen über Sel. spinulosa A. Br. (Gotha, Fr. Andr. Perthes, 1897) pag. 39.

2) W. Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung usw. höherer Kryptogamen (Leipzig 1851) pag. 117.

3) W. Pfeffer, Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella (Hannsteins Bot. Abh. Bd. I 1871) pag. 67.

4) loc. cit.

5) loc. cit.

6) M. Treub, Recherches sur les organes de la végétation du Selaginella Martensii, Leiden 1877.

Eine ältere Keimpflanze von Sel. Kraussiana (Fig. 1 Taf. V) kann in bezug auf Anordnung ihrer Organe und die Verzweigungsweise als Grundform der ganzen Gattung gelten. Ihre Organe, die Sprosse und Wurzelträger, treten stets an den Auszweigungsstellen in zwei sich kreuzenden Ebenen auf. Am Grunde des hypokotylen Gliedes bilden das Hypokotyl h und der Wurzelträger w^1 die eine und die Wurzelträger w^2 und w^3 die andere Ebene. Die erste Sprofsverzweigung, die hier unmittelbar nach der Anlage der Keimblätter auftritt, ist stets dichotomisch, die darauffolgenden meist monopodial. Bei diesen Verzweigungen stehen die Blattsprosse in der einen für ihre assimilatorische Tätigkeit wichtigsten Ebene und in der zu dieser gekreuzten die paarweise oder einzeln auftretenden Wurzelträger.

Die Keimwurzelträger selbst werden von einer kleinen Gruppe meristematischer Zellen nur als sehr unscheinbare Zellhöcker ausgebildet und zwar der erste schon vom Embryo in der Spore. Der zweite und dritte zeigen sich später und meist zugleich am Grunde des hypokotylen Gliedes zu einer Zeit, in der die Keimpflanze ihre ersten Blätter entfaltet hat. Wenn die letzteren Wurzelträgerhöcker auch etwas stärker als der erstere hervortreten, lassen sie doch ein Scheitelwachstum mit einer Gipfelzelle nicht erkennen, und schon früh zeigt sich in ihrer Spitze die Scheitelzelle für Anlage der einzigen Wurzel (Fig. 6a), die jeder Keimwurzelträger hervorbringt. Sind diese Wurzeln hervorgewachsen, so erscheinen ihre Wurzelträger als sehr kurze, basale Stielchen, welche die derbere Epidermis des Hypokotyls besitzen, und von denen sich die Wurzeln äufserlich durch eine zarte und rhizoidenbildende Oberfläche deutlich unterscheiden. (Fig. 7 u. 8.)

Einen ferneren Beweis für die Echtheit der Keimwurzelträger bildet ihre Fähigkeit, sich in Sprosse umzuwandeln. Schneidet man den eben über die Erdoberfläche tretenden Keimpflanzen ihre Sprofsspitze mit den beiden Keimblättern ab, so werden nach 6 bis 8 Wochen deutlich die Anfänge solcher Regeneration und nach etwa doppelter Zeit die umgebildeten Wurzelträger als Blattsprosse erkennbar. Man erhält so leicht die Wurzelträger 2 u. 3 als Blattsprosse (Fig. 3, 4, 7 u. 8). Den ersten Keimwurzelträger zu einem Blattsprofs umzuwandeln gelingt nicht leicht, da dann dem Embryo frühzeitig schon in der Spore die Sprofsspitze genommen werden mufs (Fig. 2). Um den Wurzelträger No. 4 in Blattsprosse austreiben zu lassen, sind die jungen Gabeläste zu stutzen (Fig. 5).

Die Entwicklungsgeschichte dieser Umwandlungen ist deswegen

leicht zu verfolgen, weil die ganzen Keimpflanzen ohne Zerlegung einer mikroskopischen Betrachtung zugänglich sind. Man kann nun zwei Formen der Umbildung auseinander halten, die am besten bei den Keimwurzelträgern 2 und 3 zu beobachten sind. Wurde die Keimpflanze zu der Zeit gestutzt, als die Wurzelträger eben durch eine kleine Meristemgruppe ihre Entwicklung begannen, so wird der Vegetationspunkt des Trägers unmittelbar in den des Sprosses übergeführt, von dem sich seitlich und unabhängig die ersten Blätter wie die Keimblätter am Embryo bilden (Fig. 7). War dagegen der kleine Trägerhöcker schon entwickelt und hatte er die Scheitelzelle der Wurzelanlage differenziert, also den Zustand, den Fig. 6 darstellt, erreicht, so tritt seitlich unterhalb der Wurzelscheitelzelle infolge der Wucherung eines Meristems die Sproſsknospe hervor. Die Trägerspitze mit der endogenen Wurzelanlage wird zur Seite gedrückt und verwächst. In wenigen Fällen bei Sel. Kraussiana, häufiger bei Sel. Poulteri bleibt der Wurzelträger der Sproſsanlage erhalten und treibt an der Basis des neuen Sprosses die Wurzel aus (Fig. 9 *wt*). Haben die Keimwurzelträger ihre Wurzeln aus ihrer Spitze hervortreten lassen, so gelingt ihre Umwandlung in Sprosse nicht mehr.

Das Wachstum dieser Sproſsanlagen, die an Stelle der drei Keimwurzeltäger entstehen können, und deren Führung an die Erdoberfläche geschieht durch ein gleiches interkalares Wachstum, wie bei dem Hypokotyl der Keimpflanzen, auch ist der Bau derselben genau der des Hypokotyls, so daſs also an dem ersten Verzweigungsknoten am Fuſse des Keimlings vier gleichwertige Sproſsglieder ihren Ursprung finden können.[1])

Entwicklung und Bau der Wurzelträger älterer Pflanzen.

Bis dahin ist nur die Entwicklung der Wurzelträger von Sel. Kraussiana und Sel. Martensii genauer untersucht worden. Nägeli und Leitgeb[2]), die namentlich diese Organe an erster Art eingehender prüften, glaubten in dem hier gefundenen Entwicklungsgange die für alle Arten giltige Norm entdeckt zu haben und übertrugen denselben auch auf Sel. Martensii. Treub[3]) aber kommt durch seine Untersuchungen an letzterer Art zu einer ganz abweichenden Darstellung des Entwicklungsganges, welcher denn jetzt

1) Über den Bau der Hypokotyle der Selaginellen siehe: Bruchmann, a. a. O. pag. 6 u. Anm. 1.

2) Beiträge zur wiss. Bot. Bd. IV, 1868.

3) Selaginella Martensii, Leiden 1877.

als der allgemein giltige angesehen wird.[1]). Allein das nähere Studium der Wurzelträger führt keineswegs auf eine für alle Selaginellen geltende einheitliche Entwicklungsweise. Vielmehr zeigen sie in ihrer Anlage, ihrem Wachstum und Bau mannigfache Verschiedenheiten, die am besten bei einer Einteilung der Selaginellen nach diesen in Frage stehenden Organen in Typen zum klaren Ausdruck kommen dürften. Uns soll hier zunächst nur der Typus der Wurzelträger von Sel. Kraussiana beschäftigen.

Nägeli und Leitgeb[2]) lehrten an dieser Pflanze einen Wurzelträger von einer echten Wurzel unterscheiden. Diese kriechende dorsiventrale Form mit der den Selaginellen eigentümlichen, in einer Ebene ausgeführten Verzweigung erzeugt auf der dorsalen Seite unterhalb jeder Auszweigung je einen Wurzelträger. Derselbe entsteht meist nahe dem Winkelscheitel der Verzweigung und wächst von hier in jedem Falle von dem zur Hauptachse umgebildeten stärkeren Gabelaste in rechtwinkeliger Richtung ab um den schwächeren Seitenast herum dem Boden zu. So haben wir hier also mit den alternierend nach rechts und links ausgebildeten seitlichen Verzweigungen auch jedesmal zu dieser in kreuzender Ebene je einen (bei anderen Arten je zwei) Wurzelträger.

Es gelang Nägeli und Leitgeb nicht, die Anlage und die ersten Entwicklungsstadien dieses Organes zu verfolgen. Man kann sich aber leicht hierüber unterrichten, wenn man die Spitze namentlich solcher Sprosse, die äufserlich eine Verzweigung noch nicht erkennen lassen, durch Querschnitte zerlegt und diese durchmustert. Das erste Auftreten des Vegetationspunktes eines Wurzelträgers läfst sich hier nicht als aus dem Vegetationspunkt des Stengels direkt hervorgehend nachweisen. Aber schon nach der eben eingetretenen Gabelung der Sprosse, in anderen Fällen auch etwas später, sind immer an den entsprechenden Orten, also adventiv, die ersten Stadien einer Wurzelträgeranlage bemerkbar. An solcher der Pflanze inhärenten Stelle, an welcher der Wurzelträger entsteht, tritt aus dem noch embryonalen Gewebe der welligen Sprofsperipherie eine Zelle durch ihre Gröfse besonders hervor (*v* in Fig. 11). Gleichzeitig findet man die Zellen der Nachbarschaft, namentlich diejenigen, die in einem Halbkreise nach der Seite der Hauptsprofsachse die Anlagezelle um-

---

1) Vergl. z. B. Goebel, Organographie der Pflanzen pag. 438, Hieronymus, Selaginellaceae in Englers Pflanzenfamilien pag. 642.

2) Beiträge zur wiss. Bot. Bd. IV, 1868.

stellen, reich mit plasmatischen Stoffen angefüllt (*e* in Fig. 11 im Längsschnitt gesehen). Im Sprofsinneren, in welchem sich um diese Zeit die ersten Differenzierungen der Bündelelemente bemerkbar machen, wird der Bündelanschlufs der jungen Anlage, der sich meist an die Sprofsmitte anlegt, eingerichtet, indem parenchymatische Rindenelemente durch Teilungen in langgestreckte zerlegt werden, deren Richtung auf die hervorgehobene grofse peripherische Mutterzelle des Wurzelträgers führt (vgl. Fig. 11 und 14).

Die ersten in der peripherischen Anlagezelle auftretenden Teilungen sind schief auf ihre Basis gestellt und erzielen in meist drei Teilungen die Herstellung einer dreiseitigen pyramidenförmigen Endzelle, die auch Nägeli und Leitgeb für den Scheitel des jungen Wurzelträgers feststellten. Gleichzeitig aber mit den ersten Teilungen in der Scheitelzelle und der Differenzierung des Gewebes unter derselben im Sprofsinnern beginnen auch die mit plasmatischen Stoffen reich ausgestatteten Zellen der Nachbarschaft mehr als das andere Gewebe des Sprosses zu wachsen und eine Erhöhung aufzutreiben (vgl. *e* in Fig. 11, 14 und 15). Durch diese interkalare Wachstumszone an der Wurzelträgeranlage wird die oben erwähnte Umlegung des jungen Wurzelträgers von seiner Basis her vorgenommen und die aufrechte Wachstumsweise verhindert. Fig. 14 auf Taf. V stellt eine vollständige junge Anlage des Wurzelträgers an der Sprofsperipherie dar. Die dreiseitige Scheitelzelle (*v*) am Gipfel derselben hat erst wenige Teilungen vorgenommen, und seitlich davon sorgt die mit *e* bezeichnete Gewebepartie des Sprosses, die nicht den Teilungen der Scheitelzelle entstammt, durch ihr energisches Wachsen wie später durch die Streckung der Zellen für die schiefe Stellung und Umbiegung der Anlage. Es läfst sich also die Entstehung der Wurzelträger nicht allein auf eine Zelle der Sprofsperipherie, sondern immer auch auf eine gleichzeitige Anlage des für die Schiefstellung sorgenden Umlegehöckers zurückführen.

In einigen Fällen bleibt es zunächst bei der Hervorbildung der jungen Anlage des Wurzelträgers, und die Weiterbildung wird aufgeschoben. Man findet dann an der Entstehungsstelle des Trägers einen unscheinbaren Höcker, den Umlegehöcker, dem nach der dem Nebensprosse zugekehrten Seite die schlummernde Gipfelzelle der Anlage aufsitzt und auf weitere Anregung zum Wachstum harrt.

In anderen Fällen, in welchen selbst an älteren Sprossen an der in Frage kommenden Stelle eine Wurzelträgeranlage äufserlich nicht bemerkt wird, dürften doch im Innern der Sprosse die Anschlüsse

einer solchen an die Bündelelemente vorgesehen sein, so dafs einer nachträglichen späteren Ausbildung des fraglichen Organes nichts im Wege steht.

Die dreiseitig pyramidenförmige Scheitelzelle der jungen Wurzelträgeranlage ist verhältnismäfsig grofs und nimmt fast den ganzen Scheitel der konisch geformten Vegetationsspitze ein. Ihre Segmentierungen gehen in der bekannten gesetzmäfsigen Weise vor sich (vgl. Fig. 12 u. 13). Die Scheitelzelle, wie die nächsten Segmente sind auffallend dünnwandig und heben sich so von angrenzenden, namentlich den peripherischen derbwandigen Sprofszellen deutlich ab. Geschützt wird die junge Scheitelspitze durch ein deckendes Sprofsblatt. Aber nur wenige Teilungen führt diese Scheitelzelle aus. Sie geht, kaum in Tätigkeit getreten, in eine vierseitige keilförmige über (Fig. 16). Nägeli und Leitgeb vermuteten, dafs nach der dreiseitigen Endzelle eine zweiseitige auftrete, obgleich es ihnen nicht gelang, die Form derselben wahrzunehmen.[1])

Auch diese Scheitelzelle der jungen Anlage hat nur kurze Herrschaft. Während die dreiseitige die Anlage bis zu einer Höhe von etwa 0,08 mm führt (bis *a* in Fig. 10), fördert die vierseitige von da ab nur 0,04 mm höher (bis etwa auf 0,12 mm d. i. bis *b* in Fig. 10). Doch kann bei letzterer Höhe der jungen Trägeranlage in einigen Fällen noch die dreiseitige Endzelle angetroffen werden. Die Teilungsweise der vierseitigen keilförmigen Scheitelzelle veranschaulicht Fig. 16. Sie wird nach wenig Teilungen durch perikline und antikline Wände zerlegt. Das Scheitelwachstum der jungen Anlage mittelst einer Endzelle ist dadurch meist schon in einer Höhe von etwa 0,12 mm, selten später erloschen, und der Längsschnitt durch diese zeigt eine fächerförmige Anordnung der Zellreihen (Fig. 17), auf die auch Nägeli und Leitgeb aufmerksam machen.[1]) Solch ein Scheitel von oben gesehen, zeigt keine Endzelle von besonderer Form und feiner Wandung, sondern resistente Zellelemente, in lebhafter Allwärtsteilung begriffen (Fig. 18 auf Taf. V).

Während solcher Teilungen am Gipfel und einer lebhaften Zellvermehrung unterhalb desselben verliert der Scheitel allmählich die konisch zugespitzte Form und bildet das Ende zu einer halbkugelförmigen Abrundung aus, wobei er eine Höhe von etwa 0,22 mm im Mittel erreicht. Diese Auswölbung des Scheitels bezweckt die Umbildung seiner Elemente zu einer Wurzelhaube, unter welcher denn

---

1) Vgl. oben pag. 125.

auch bald in seinem Innern eine (meist mehrere) Zellen zu deutlichen Scheitelzellen der endogen entstehenden Wurzelanlagen werden (Fig. 19 *a*). In einer Länge der Wurzelträgeranlage von 0,3—0,5 mm sind bereits die ersten Wurzelanlagen nachweisbar. Nun kann der Wurzelträger unserer Sel. Kraussiana eine Länge von 60, ja 100 mm erreichen, ehe er den Boden berührt und aus ihm die Wurzeln austreten; dieses Wachstum des 200fachen seiner Länge wird durch ein sehr bedeutendes interkalares Wachstum erzielt, nämlich durch eine hinter den Wurzelinitialen eingeschaltete Meristemzone.

Hat der Wurzelträger etwa 1 mm Länge erreicht, so zeigt schon eine Betrachtung mit der Lupe die äufseren Zellen der Spitze durchscheinend, also mit wässerigem Inhalte erfüllt. Längs- und Querschnitte durch diese Spitzen lassen mehrere dreiseitige Scheitelzellen der endogenen Wurzelanlage erkennen, die ihre ersten Teilungen eingehen und zugleich auch Kappenzellen bilden, aber zunächst in der Weiterentwicklung behindert sind, und erst, wenn sie in die Nähe des Bodens geführt wurden, können sie unter der Einwirkung von Feuchtigkeit zur vollen Entfaltung ihrer Tätigkeit gelangen. Aus schwachen Wurzelträgern, so z. B. aus den drei ersten der Keimpflanze, tritt nur je eine Wurzel aus, in starken finden fünf und mehr Wurzeln ihren Ursprung.

Somit haben wir als charakteristisches Merkmal dieses Wurzelträgers hervorzuheben, dafs fast seine ganze Länge von dem Wachstum eines interkalaren Meristems herrührt, wodurch sich dieser Typus von dem durch Treub[1]) klargelegten der Sel. Martensii unterscheidet, bei dem der Wurzelträger seine Länge durch ein ausgeprägtes Scheitelwachstum gewinnt, durch dasselbe auch gabelig verzweigt werden kann und erst spät, wenn seine Spitze in die Nähe des Bodens geführt ist, zur Anlage der Wurzeln schreitet.

Auch den Bau der Wurzelträger von Sel. Kraussiana untersuchten Nägeli und Leitgeb[2]) und entdeckten den interessanten radiären Aufbau seines centralen Gefäfscylinders, von dem die engen Erstlingstracheïden, das Protoxylem, die Mitte des Bündels einnehmen, an welche sich die in centrifugaler Folge weiter werdenden Treppentracheïden anschliefsen. Der Siebteil umgibt als eine kleinzellige mehrschichtige Zone das monarche Xylem. Die genannten Autoren

---

1) M. Treub, Recherches sur les organes de la végétation du Sel. Martensii (Leiden 1877) pag. 11.

2) Nägeli u. Leitgeb, l. c. pag. 126. Siehe auch A. de Bary, Vergl. Anatomie (Hofmeisters Handbuch der Bot. Bd. III pag. 380).

heben diesen Wurzelträgerbau als eine merkwürdige Tatsache hervor, da er eine vollkommene Anomalie darstelle, die ihresgleichen weder bei nahe noch bei entfernt stehenden Gruppen finde. Allein ich habe nachgewiesen[1]), dafs derartige Bündel in dem hypokotylen Stengelgliede bei allen Selaginellen (die ich daraufhin untersuchen konnte) vorkommen und auch die einfachen Blattsprosse der Sel. spinulosa gleichen Bau zeigen; nur ist in solchen Sprossen die Rinde von einer das Leitbündel umgebenden luftführenden Lacune durchzogen. Es besitzt also das hypokotyle Sprofsglied der Sel. Kraussiana das Bündel seiner Wurzelträger, während die ersten beiden nach der Anlage der Keimblätter entstehenden Gabeläste schon das diarche bandförmige Bündel erhalten. So stimmen denn im Bau der Epidermis, der Rinde und des Centralcylinders die Wurzelträger mit den Primärsprossen überein und werden nur durch die Lacune unterschieden, welche aber in den Trägern sogleich entsteht, wenn sie zu Assimilationssprossen umgestaltet werden. So kann man, was gewifs eine interessante Tatsache ist, an dem Fufse der Keimpflanze der Sel. Kraussiana [und auch der Sel. Poulteri [2])] vier in kreuzende Ebenen gestellte ganz gleichwertige Assimilationssprosse erhalten.

Die Regenerationserscheinungen an den Wurzelträgern älterer Pflanzen.

1. Die Umwandlung der Wurzelträger in beblätterte Sprosse wurde wiederholt beobachtet, und schon Hofmeister spricht von ihr als einer „bekannten Tatsache". Auf ganz natürlichem Wege kann man diese Erscheinung wie folgt eintreten lassen. Zieht man die in Töpfen kultivierten Pflanzen von Sel. Kraussiana, Sel. Poulteri u. a. im Sommer im Freien, so bildet sich im Herbste, veranlafst durch die zunehmende Kühle, jede Sprofsspitze dieser Pflanzen zu einer Sporenähre aus, womit also das ganze Wachstum solcher Pflanzen einen Abschlufs findet. Regte ich sie nun durch weitere Kultur im warmen Raume zu neuem Leben an, so wurden alle Wurzelträgeranlagen der jüngsten Verzweigungswinkel zu beblätterten Sprossen umgewandelt, wodurch diese Pflanzen sich die Möglichkeit ihrer weiteren Existenz schufen, welche sonst durch die Ährenbildung abgeschlossen erschien. Man erhält so in einfacher Weise reichlich Material zum Studium dieser Erscheinung.

---

1) Bruchmann l. c. pag. 6.

2) Sel. Poulteri wurde in den Untersuchungen über Sel. spinulosa irrtümlich als Sel. Ludoviciana aufgeführt.

Werden eben noch in der Anlage oder noch im Scheitelwachstum begriffene Wurzelträger in Sprosse umgewandelt, so wird direkt der eine Vegetationspunkt in den anderen übergeführt. Der Scheitel des Trägers wird zum Sprofsscheitel umgestaltet. Zu dem Zwecke vermehrt sich sein embryonales Gewebe, er wird reicher mit Baustoffen versorgt und erhält eine abgerundete Form. Seitlich vom Gipfel entspringen meist zwei breitere Blatthöcker, die den neuen Vegetationspunkt schützend überwachsen, worauf dann der Scheitel seine erste Gabelung, die senkrecht zur Hüllblattebene eintritt, als erste Tätigkeit eingeht (Fig. 20). Die beiden neu entstandenen Sprofsachsen wachsen in normaler Weise fort und erhalten auch am Grunde ihres Gabelungswinkels den ersten Wurzelträger. Solch ein umgewandelter Wurzelträger mit den beiden Hüllblättern, seinen Gabelästen und dem Wurzelträger ist eine Wiederholung der Form der Keimpflanze, bei welcher der regenerierende Träger dem blattlosen Hypokotyl der Keimpflanze entspricht. In selteneren Fällen treten mehr oder weniger als zwei Hüllblätter auf, die aber stets wie die Keimblätter unabhängig vom Sprofsvegetationspunkt entstehen; auch entspringen zuweilen drei gleichwertige Äste, auch zwei Wurzelträger aus der Spitze des Trägers.

Interessant ist es auch, die Umwandlung solcher Träger in Sprosse zu verfolgen, welche bereits die endogene Wurzelanlage in ihrer Spitze besafsen, und da, wie wir in obiger Darstellung gefunden haben, diese Anlage schon sehr frühe eintritt und bei 0,3 bis 0,5 mm Länge schon vorhanden ist, so wird die Sprofsbildung bei solchen Trägern am häufigsten beobachtet werden können. Ich traf Wurzelträger an, die zuweilen noch bei 10 mm Länge solche Umbildung erlitten.

Eingeleitet wird auch hier diese Umbildung durch eine erhöhte Zufuhr von Baustoffen, wodurch eine Vermehrung der interkalaren Meristemzone erfolgt und zwei Hüllblatthöcker sich unterhalb der Trägerspitze an einer Seite hervorwölben (Fig. 21 u. 22). Während diese Blattanlagen ihre Ränder austreiben, sondern sich zwei getrennte Sprofshöcker neben ihnen aus (Fig. 21 *b* u. 22 *s*), an deren Winkel später der erste Wurzelträger hervortritt. Die Spitze des Mutterträgers mit der alten Wurzelanlage im Innern wird bei dieser Umwandlung ausgeschaltet und zur Seite gedrückt (Fig. 21—23 *ws*). Sie verwächst bei noch jugendlicher Form, bei vorgeschrittener dagegen kann man sie später noch als eingeschrumpftes Zipfelchen erkennen (Fig. 23 u. 24 *ws*), und ich zweifle nicht daran, dafs auch diese Wurzelanlage zur Geltung kommen würde, wenn ein solcher Wurzelträger noch durch Bodenfeuchtigkeit beeinflufst würde.

Auch bei dieser Umwandlung ist die Wiederholung der Form der Keimpflanze unverkennbar, und schon bei der ersten Abbildung solcher Regeneration, die wir Hofmeister in seinen vergleichenden Untersuchungen verdanken (siehe Taf. XXIV Fig. 20), tritt uns dies deutlich entgegen.

In vielen Fällen, namentlich bei Sel. Poulteri, zeigten sich auch an dem basalen Teile solcher in Umwandlung begriffenen kürzeren Wurzelträger lebhafte Wucherungen der Epidermis auf der ganzen Oberfläche. Ein Überflufs von sprofsbildenden Stoffen veranlafste hier eine Anzahl von unregelmäfsigen Sprofsanlagen und auch die einzelnen Wurzelträger (siehe Fig. 24 s_1 u. wt_1). Solche Anlagen gelangten auch meist zur vollständigen Entwicklung, namentlich dann, wenn die aus der Trägerspitze emporstrebenden beiden Hauptäste zurückgeschnitten werden.

Der Umbau des Wurzelträgers bringt in seinem Inneren wenig Änderung hervor. Da ihm wie dem Hypokotyl das gleiche centrale radiär gebaute Bündel zu eigen ist, so bedarf es nur von seiner Basis her der allmählichen Entwicklung der Lacune, um ganz den Bau eines Hypokotyls zu erhalten. Hier glaube ich nun, dafs man beobachten könne, wie die Endodermis des Trägers auf die einfache Gefäfsbündelscheide des Sprofsbündels übergeht, ob auch auf das Lacunargewebe, bedarf noch weiterer Untersuchungen, da die Endodermis der Träger mehrschichtig ist.

2. Auch eine Regeneration der Wurzelanlagen in den Trägern kann auftreten. Beobachtet man an den kriechenden Selaginella-Arten unserer Gewächshäuser die Wurzelträger der Äste, die über den Topfrand wachsen und aufserhalb des Topfes Bewurzelung suchten, so zeigen sich oft ihre Spitzen vernichtet und neue Wurzelbildungen hinter derselben hervortretend. Wenn in einer Zeit, wo die fraglichen Träger mit dem Boden Fühlung hatten und ihre Wurzelanlagen aus deren Spitze hervor und in den Boden wuchsen, solche Töpfe versetzt werden, so ist auf einmal eine ganze Anzahl solcher Trägerspitzen geschädigt und eine Veranlassung zu Regenerationen gegeben.

Wir suchen künstlich durch Abschneiden der Trägerspitzen in verschiedenen Längen solche Regenerationen hervorzurufen. Die Figuren 25 *a* bis *d* geben eine Auswahl von Bildern, die wir dann erzielten. Offenbar tritt diese Regeneration am leichtesten ein, wenn die abgeschnittene Spitze kurz war und vom Träger nur die Haube mit der endogenen Wurzelanlage, also so viel als Fig. 19 von ihm darstellt,

entfernt wird. Bleibt das interkalare Meristem ganz oder doch zum Teil erhalten, so geht dieses embryonale Gewebe sogleich eine lebhafte Zellteilung und Wucherung ein, die aus der abgeschnittenen Spitze einen Callus hervorquellen läfst (siehe Fig. 25*a* u. 26), in welchem dann neue Wurzelvegetationpunkte, oft in gröfserer Anzahl als vorher Anlage und Ausbildung finden.

Wird dem Träger auch noch das interkalare Meristem abgetragen, ja wird er so weit gestutzt, dafs wir auf seine differenzierten Gewebe kommen, so kann immer noch eine Neubildung vor sich gehen. Es häufen sich dann Bildungsstoffe auf eine Partie der inneren Rinde an, regen diese zur Bildung von Callus an (Fig. 27), der die übrige Rinde auflöst und durchbricht (Fig. 25*b, d* und Fig. 28), aus dem dann Wurzeln hervortreten. Im äufsersten Falle kann auch allein die Endodermis des Trägers Anregung zur Callusbildung erhalten (Fig. 29). Dafs die so entstandenen Wurzeln ganz mit den unter normalen Verhältnissen gewonnenen übereinstimmen, mag noch hervorgehoben werden.

Die Bildung „echter“ Wurzeln durch Sprosse.

Wir wissen bereits, dafs ein Sprofs der Selaginellen auch direkt, ohne Vermittlung der Wurzelträger echte Wurzeln hervorbringen kann, nämlich das Hypokotyl von Sel. spinulosa, das an seinem Grunde nach der Hervorbringung der drei Keimwurzelträger nur noch echte Wurzeln endogen erzeugt.[1]) Auch die auf den Sandwichinseln vorkommende Sel. deflexa wird dieselbe Eigenschaft besitzen. Alle bisherigen Angaben anderer, dafs auch an den Verzweigungswinkeln einiger dieser Arten echte Wurzeln entstünden, habe ich als irrig zurückweisen können. Solche Gebilde kommen stets exogen hervor und sind echte Wurzelträger.

Über meine erfolglosen Versuche bei einigen Keimpflanzen am Grunde ihres Hypokotyls wie bei Sel. spinulosa echte Wurzeln zu erzielen, habe ich berichtet.[2]) Es lag mir nun nahe, es bei den Blattsprossen zu versuchen. Zu dem Zwecke machte ich Stecklinge von verschiedenen Selaginella-Arten, schnitt ihnen die Wurzelträger ab und kultivierte sie auf feuchtem Sande oder Torf. Ich hatte Erfolg. Diese Blattsprosse, die mit chlorophyllhaltiger lockerer Rinde und der Lacune als gute Anpassungen an ihre assimilatorische Tätigkeit erscheinen, vermögen dennoch unter Umständen echte Wurzeln zu er-

1) Bruchmann, a. a. O. pag. 3.

2) Dsgl. a. a. O. pag. 35 u. 36.

zeugen. Hier soll uns nur die Art der echten Wurzelbildung von Sel. Kraussiana beschäftigen. Wenn man von dieser Pflanze verzweigte, ein, zwei bis drei und fünf Centimeter lange Sprofsspitzen so abschneidet, dafs ihre basalen Enden das letzte Internodium möglichst lang bringen, man also die Sprofsstücke kurz nach ihrer Verzweigung abtrennt und nun solche unter einer Glasglocke auf feuchtem Sande oder Torfe weiter kultiviert, wo sie bald eigenartige Krümmungen eingehen — gut ist es, die in dem letzten Internodium offene Lacune vor Wasserzuflufs und damit vor einer Ansiedlung fremder Organismen und vor Fäulnis, z. B. durch Eintauchen in geschmolzenes Paraffin zu bewahren —, so kann man nach acht bis zehn Wochen die Anfänge der Bewurzelung am unteren Teile der beiden Gefäfsbündel wahrnehmen und nach etwa 12 und mehr Wochen Adventivwurzeln aus den Sprofsenden hervortreten sehen (Fig. 30 *w*). Öffnet man solche Sprofsstücke, so findet man an den beiden Gefäfsbündeln Stellen mit Calluswülsten und Wurzelbildung behangen (Fig. 31, 32 *a* und *b*), und das Bestreben, das letzte Internodium der Pflanze aufs neue direkt zu bewurzeln, hat klaren Ausdruck gefunden. Wie solche Bildung vor sich geht, können uns jüngere Stadien dieser Entwicklung lehren. Fig. 33 bis 35 zeigen, wie lediglich die einschichtige Gefäfsbündelscheide (*gs*), die das Leptom des Bündels umschliefst und gegen die Lacune des Sprosses grenzt, zur Callusbildung verwandt wird. In der Nähe der abgeschnittenen Bündelenden werden die Zellen dieser Bündelscheide meist an einer Seite oder auch ringsherum gegen die Lacune aufgetrieben und parallel zur Oberfläche segmentiert (Fig. 33 *gs c*). Denn im weiteren Wachstum wird durch antikline und perikline Teilungen eine unregelmäfsige Gewebewucherung hervorgetrieben (Fig. 34 und 35 *c*), in welchem Callus dann endogen nahe seiner Peripherie eine oder mehrere Scheitelzellen differenziert werden (Fig. 35 *a*), und die erste Anlage von Wurzeln kennzeichnen. Durch Zerlegen der gröfseren Calluszellen in kleinere wird gleichzeitig hinter der Scheitelzelle der Gefäfsteil der Wurzel und in dem angrenzenden Leptom seine Anlage an das Sprofsbündel vorbereitet. Die der callusbildenden Bündelscheide angrenzenden Leptomzellen zeigen stets auch einige Zerteilungen ihrer sonst gestreckten Form (Fig. 34 und 35 *L*), aber sie vermitteln nur die Anschlüsse der Wurzelanlagen an die Bündelelemente. An der Callusbildung beteiligen sie sich nicht.

Man sieht hieraus, dafs diese endogene Wurzelbildung an Sprofsteilen mit differenzierten Geweben genau der an älteren Wurzelträger-

teilen, wie sie die Figuren 25 *b* u. *d,* ferner 27, 28 u. 29 darstellen, entspricht.

Eine andere Regeneration an den Sprossen sei hier noch kurz erwähnt. Schneidet man ihnen ihre Spitzen ab, so vermag sich diese neu zu bilden, selbst wenn sie bis nahe an der Differenzierungsstelle der Gewebe entfernt wurde. Es vernarbt in solchem Falle zuerst die Wunde, darauf bildet sich seitlich nach unverletzten Rindenzellen hin ein Meristem, treibt diese auf und erzeugt einen Höcker, in welchem Epidermiszellen Initialen des neuen Scheitels werden, der dann ein Bündelstrang des Muttersprosses in sich aufnimmt. Wir sehen hier also gewissermafsen eine exogene Zweigbildung unterhalb der verletzten Scheitelstelle eintreten.

Auch die Wurzelspitze kann, wenn sie verletzt wird, sich ergänzen, doch darf sie, wenn die Regeneration nicht ganz ausbleiben soll, nur wenig tief abgetragen werden. Adventive Bildung von Wurzeln konnte ich aber nicht erzielen.

Schlufsbemerkungen.

Wie schon hervorgehoben, darf dies von Sel. Kraussiana gewonnene Bild eines Wurzelträgers nicht als ein für alle Selaginellen giltiges aufgefafst werden. Im engsten Sinne ist nur noch, soweit bis jetzt bekannt, Sel. Poulteri diesem Typus zuzurechnen, da nicht blofs in Anlage und Wachstum, sondern auch in ihrem Bau diese Träger genau mit denen von Sel. Kraussiana übereinstimmen. Im weiteren Sinne, wenn nur Anlage und Wachstum der Träger in Betracht kommen, können die kriechenden Arten dieser Gattung, z. B. Sel. helvetica, denticulata, Douglasii u. a. m., dem Wurzelträgertypus von Sel. Kraussiana zugezählt werden.

Neben diesem Typus ist auch der von Sel. Martensii durch Treub[1]) ausführlich klargelegt worden. Zu diesem Typus gehören solche Träger, die durch ein ausgiebiges Spitzenwachstum eine ansehnliche Länge erreichen und sich auch gabelig verzweigen. Endlich ist auch durch meine Abhandlung über Sel. spinulosa[2]), diese Pflanze als solche gekennzeichnet, bei welcher nur Keimwurzelträger vorkommen, die einen besonderen Typus dieser Organe ausmachen, zu welchem dann noch die auf den Sandwich-Inseln vorkommende Sel.

1) Treub, a. a. O. pag. 11.
2) Bruchmann, a. a. O. pag. 6 u. Anm. 1.

deflexa zu zählen sein dürfte. Weitere Wurzelträgertypen werden noch z. B. an Sel. Lyallii, Sel. lepidophylla und anderen gefunden werden.

Wollten wir noch aus dem vorliegenden Bilde dieses Trägers seinen morphologischen Charakter zu bestimmen versuchen, so hätten wir die bekannten Fragen zu stellen: ist er Sprofs oder Wurzel? Der merkwürdige Bau seines centralen Bündels, welcher nur noch mit dem desselben Organs von Sel. Poulteri übereinstimmt, weicht auffallend von dem der übrigen Träger ab. Doch ist er der Gattung Selaginella nicht fremd und findet sich auch in den Hypokotylen der Keimpflanzen vor [1]). Man könnte vielleicht zu der Ansicht kommen, dafs die Selaginellen in ihren Hypokotylen das Bündel einer Urform besitzen, welches auch die Wurzelträger einiger Arten gleichfalls bewahrten, dann würden diese Träger nach ihrem Bau mehr als andere für ihre Sprofsnatur Zeugnis ablegen. Die Bündelform anderer Träger kann als eine aus früherem Zustande entwickelte gelten. Es darf ja eine genaue Übereinstimmung der Wurzelträger mit morphologisch gleichen, aber physiologisch ungleichwertigen Organen deswegen nicht erwartet werden, weil jedes Organ in seiner Ausbildung der Funktion entsprechende Fortschritte gemacht haben wird.

Unseren Trägertypus charakterisiert ein starkes interkalares Wachstum, welches weder für einen Sprofs- noch einen Wurzelcharakter dieses Organes Zeugnis ablegt. Hierin zeigt es sich lediglich als Organ, das die Aufgabe hat, die Wurzelanlagen seiner Spitze geschützt dem feuchten Erdreich zuzuführen. Erinnern aber will ich an ein gleiches auffallendes Wachstum des Hypokotyls der Selaginellenkeimlinge [2]).

Die Entwicklungsgeschichte unserer Wurzelträger weist ihnen ein Scheitelwachstum, wie wir es von Sprossen kennen, nach; allein es stimmt nicht mit dem Blattsprofs derselben Pflanze überein und ist hier so rudimentär, dafs es die Anlage nur auf eine Höhe führt, die nur eben noch die Wurzelanlagen in ihrer Spitze möglich macht. Die primitivste Form dieser Ausbildung zeigen die Keimwurzelträger. Aber die exogene Entstehung dieses Organs bildet ein Merkmal, welches für seine Sprofsnatur spricht. Die Regenerationserscheinungen an Sprossen, Wurzelträgern und Wurzeln lehrten uns, dafs die Wurzeln stets mit Wurzelhaube endogen an Sprofs und Wurzelträger

1) Bruchmann, a. a. O. pag. 6 u. Anm. 1.

2) Bruchmann, a. a. O. pag. 58.

unbestimmten Ursprung nehmen. Sprosse wie Wurzelträger erzeugen exogen neue Sprosse und Wurzelträger.

Was aber vor allem für die Sprofsnatur der Träger das untrüglichste Zeugnis ablegt, ist ihr bestimmter Ursprungsort. Sie entstehen nicht regellos, sondern bei allen Seliganellen stets an den Verzweigungsstellen der Sprosse und bilden mit diesen ein Verzweigungssystem morphologisch gleichwertiger Glieder in gesetzmäfsig gekreuzten Ebenen von ihrem ersten Auftreten an der Keimpflanze an. In ihrer Entwicklung aber sind diese in Quirlstellung auftretenden Sprosse zu Organen verschiedener Funktionen ausgebildet. Während die einen lediglich die Assimilation übernahmen und sich in dieser Funktion vervollkommnen, haben die anderen die Erzeugung und Bestattung der Wurzeln auszuführen und sich dieser physiologischen Bestimmung angepafst, ohne aber die Wurzel zu vertreten, wie das wohl Sprosse bei den Psilotaceen tun. Die Wurzelträger gleichen nicht den Sprossen ihrer Pflanzen, sie sind aber umgestaltete, metamorphosierte Sprosse, die nach Mafsgabe ihrer Aufgabe modifiziert erscheinen.

Erklärung der Abbildungen von Sel. Kraussiana.

Tafel V und VI.

Fig. 1. Ältere Keimpflanze. *sp* Makrospore, *h* Hypokotyl, *ct* die beiden Keimblätter, *wt 1—6* Wurzelträger, *w 1—3* die ersten Wurzeln. Vergr. 2.

„ 2—5. Die Umwandlung der ersten Wurzelträger in Blattsprosse. Bezeichnung wie in Fig. 1. Vergr. 2.

„ 6. Medianer Längsschnitt durch den zweiten Keimwurzelträger. *a* die Scheitelzelle der endogenen Wurzelanlage. Vergr. 550.

„ 7. Teil einer Keimpflanze. *f* Fufs, *w* erste Wurzel, wt_1 erster Keimwurzelträger, *h* Hypokotyl. Von dem sich in einen Blattsprofs umwandelnden Wurzelträger bedeuten *s* den Scheitel, bl_1 und bl_2 die ersten Blätter und *l* die Ligula. Vergr. 16.

„ 8. Teil einer Keimpflanze mit den jungen Umwandlungen der Keimwurzelträger *2* und *3*. Vergr. 8.

„ 9. Umwandlung eines Keimwurzelträgers mit sich zugleich entwickelndem Wurzelträger *wt*. Vergr. 16.

„ 10. Der Wurzelträger in den verschiedenen Längen seiner Entwicklungsstadien (*a* bis 0,08, *b* bis 0,12, *c* bis 0,22 und *d* bis 0,3—0,5 mm).

„ 11. Teil eines Querschnittes durch den Blattsprofs, der die erste Anlage eines Wurzelträgers zeigt. *v* die sich bildende Scheitelzelle des Trägers, *e* Zellpartie, aus welcher sich der Umlagehöcker entwickelt. Vergr. 550.

Fig. 12. Die aus dem Entwicklungsstadium der Fig. 11 sich entwickelnde Scheitelzelle *v* darstellend. Vergr. 550.

„ 13. Die sich teilende dreiseitige Scheitelzelle *v* des Trägers von oben gesehen. *I—III* die Folge ihrer Zellsegmente. Vergr. 550.

„ 14 u. 15. Weitere Entwicklungsstadien des Wurzelträgers. Bezeichnung wie bei Fig. 11. Vergr. 550.

„ 16. Die vierseitige Scheitelzelle (*v*) des Trägers von oben gesehen. *I—IV* die Folge ihrer Zellsegmente. Vergr. 550.

„ 17. Längsschnitt durch die Trägerspitze nach eben gemachter Aufteilung der Scheitelzelle. Vergr. 550.

„ 18. Die Gipfelstelle des Entwicklungsstadiums von Fig. 17 von oben gesehen. Vergr. 550.

„ 19. Längsschnitt durch die Spitze des Wurzelträgers nach der Differenzierung der Scheitelzellen (*a*) der Wurzelanlage. *m* die Stelle der interkalaren Meristemzone. Vergr. 550.

„ 20—24. Die Umbildung der Wurzelträger in Blattsprosse. Vergr. 16. *hl* die zuerst sich bildenden 1—3 Hüllblätter, *l* Ligula, *s* die neuen Scheitelstellen resp. Sprofsknospen, *ws* die von der Umwandlung ausgeschlossene Wurzelträgerspitze (*st* Sprofsbildung und wt_1 Wurzelträger am basalen Teile eines Trägers).

„ 25. *a* bis *d* Beispiele der Regeneration der Wurzelanlage an den verletzten Trägerspitzen. Vergr. 8.

„ 26—28. Längsschnitte durch Wurzelträger mit Wurzelregenerationen. *c* Callusbildungen, in denen die Wurzeln endogen entstehen. Vergr. 16.

„ 29. Längsschnitt durch einen Teil eines schon in Dauerzustand übergeführten Wurzelträgers, der noch in seiner Gefäfsbündelscheide (*g*) zur Callusbildung angeregt wurde. Vergr. 225.

„ 30. Sprofsstück, das aus dem unteren Ende Wurzeln (*w*) hervortreten läfst. Vergr. 3.

„ 31. Sprofsstück im Längsschnitt mit Wurzelbildung. Vergr. 12.

„ 32. Aus Sprossen präparierte Gefäfsbündel mit Callus- und Wurzelbildung. Vergr. 12.

„ 33. Teil eines Sprofsquerschnittes. *L* Leptom des Bündels, *gs* die das Bündel umgebende, sonst einfache Bündelscheide in Callusbildung begriffen. Vergr. 550.

„ 34 u. 35. Teile eines Sprofslängsschnittes. *L* Leptom des Bündels, *gs* die in Callusbildung begriffene Bündelscheide, *a* Scheitelzelle der in dem Callus entstehenden endogenen Wurzelanlage. Vergr. 275.

Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von K. Goebel.

16. Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen, Organe, welche zwischen Wurzeln und Sprossen stehen.

Mit 31 Abbildungen.

In einer kürzlich erschienenen Abhandlung „The structure and morphology of the ovule“ [1]) bespricht Worsdell die Einteilung der Pflanzenorgane. Er sagt, es habe sich ergeben, dafs alle die verschiedenen Teile oder Organe der höheren Pflanzen auf einige wenige Hauptkategorieen zurückgeführt werden könnten, die zwar sich sehr verschiedenen äufseren Bedingungen anpassen können, aber doch gewisse wohldefinierte, ausschliefsliche Charaktere der Gestalt, Struktur und Stellung besitzen „which have rendered them during the course of ages of progressive differentiation so stereotyped and fixed as to preclude the possibility of the existence of any intermediate or transitional forms between any two of these categories“. Dieser Satz müfste nun zunächst bewiesen werden, denn er kann eine Giltigkeit natürlich nicht a priori beanspruchen, sondern nur, wenn er Erfahrungstatsachen wiedergibt. Einen solchen Beweis hat Worsdell aber nicht geliefert, nicht einmal eine „Definition“ seiner Hauptkategorieen, die allein schon auf die gröfsten Schwierigkeiten stöfst. Er gibt zu, dafs es in manchen Fällen schwierig, vielleicht sogar unmöglich sei, den „morphologischen Wert“ eines Organs zu bestimmen. Das sei aber nur unserer Unwissenheit und der Unmöglichkeit zuzuschreiben, alle die Stadien zu verfolgen, welche ein derartiges Organ während einer langen phylogenetischen Entwicklung durch Anpassung durchlaufen habe. Er erwähnt als Beispiel die Samenschuppe der Abietineen und die Wasser„sprosse“ von Utricularia. Die ersteren mögen hier aufser Betracht bleiben. Was Utricularia [2]) anbelangt, so ist unsere Unwissenheit meiner Ansicht nach nicht so grofs, wie Worsdell, welcher auch hier keine Begründung seiner Ansicht gibt, annimmt. Vielmehr können wir hier mit grofser Deutlichkeit verfolgen, wie ein Organ, das einem Blatte „gleichwertig“ ist, die Charak-

1) Annals of botany Vol. XVIII No. LXIX. January 1904.

2) Vgl. Goebel, Organographie der Pflanzen pag. 144 und die dort sowie in Pflanzenbiolog. Schilderungen II angeführte Literatur.

tere eines Sprosses annimmt und haben alle Übergangsstufen zwischen beiden. Wer freilich daran „glaubt“, dafs die Organbildung der Pflanzen sich nach bestimmten „stereotypierten“ Kategorieen richte (welche wir doch erst aus der Natur abstrahiert haben), dem müssen solche Fälle unbequem sein. Worsdell erledigt sie mit den Worten: „If we are unable to discover, say, in the submerged organ of Utricularia a prevalence either of the distinctive characters of the phyllome or of those of the caulome, we surely dare not conclude that this organ exhibits within itself a fusion of the two categories! for if, in this particular case, such a fusion actually exists, we ought occasionally to find here and there in other plants, normally or abnormally, true transitional forms between, say, stem and leaf, or leaf and root, etc. If the existence of these could be demonstrated it would, in the writers opinion, prove our morphological categories to be mere figments of the imagination; but he has no hesitation in saying that he believes such transitions never will be demonstrated.“ Was diese Sätze anbelangt, so mufs ich gestehen, dafs die Art der Folgerung mir unverständlich ist. Wenn bei einer Pflanzenform nachgewiesen werden kann, dafs bei ihr Organe vorkommen, welche sich in die üblichen morphologischen Kategorieen nicht einordnen lassen, so ist damit doch keineswegs gegeben, dafs dies auch bei andern Pflanzen der Fall sein mufs. Jeder Pflanzentypus hat doch seine eigene Entwicklung durchgemacht, warum sollten nicht bei einer Gruppe Wege eingeschlagen worden sein, die für andere nicht gangbar waren? Kennen wir z. B. bei irgend einer Pflanzenform so merkwürdige Reduktionserscheinungen wie beim Gynaeceum von Balanophora? Mufs überhaupt ein Vorgang sich notwendig mehrmals wiederholen? Gerade so gut könnte man Worsdells Satz auf die menschliche Geschichte anwenden und z. B. sagen, dafs der gotische Baustil sich allein in Europa entwickelt habe, sei unwahrscheinlich, man müsse doch auch sonst „Übergänge“ zu ihm finden, etwa bei den Bewohnern Centralamerikas oder Afrikas. Aber ganz abgesehen von der Art der Folgerung, können wir uns die Frage vorlegen, gibt es nicht — von der einstweilen genugsam erörterten Utricularia abgesehen — andere Vegetationsorgane, welche in die üblichen Kategorieen nicht passen? Denn der „Glauben“ Worsdells an ihre Nichtexistenz kann nicht ausschlaggebend sein. Wir sehen dabei ganz von der bekannten Tatsache ab, dafs es eine Menge Organe gibt, welche weder Sprosse noch Blätter noch Wurzeln sind; die alte Kategorie der Emergenzen ist z. B., wie ich früher

hervorhob, eine rein negative und es ist eines der Mifsverständnisse Worsdells[1]), wenn er z. B. bei den Samenanlagen annimmt, diejenigen, welche diese Organe als „Emergenzen" betrachteten, hätten sie als Organe „sui generis" aufgefafst. Auf solche Mifsverständnisse näher einzugehen, halte ich nicht für erforderlich, vielmehr möchte ich nur eine Gruppe von Organen hier erörtern, die dadurch ausgezeichnet sind, dafs sie teils als Wurzeln, teils als Sprosse betrachtet werden, während sie meiner Ansicht nach derzeit keiner dieser Kategorieen zugezählt resp. phylogenetisch von keiner derselben abgeleitet werden können; während wir die Wassersprosse der Utricularien von Blättern ableiten können, ist bei den hier besprochenen Organen eine Ableitung von Wurzeln und Sprossen, wie gezeigt werden soll, nicht durchzuführen. Gerade dadurch gewinnen sie für unsere Auffassung der Organbildung überhaupt ein besonderes Interesse. Wir haben also zweierlei Arten von „Übergangsformen" zwischen verschiedenen Organkategorieen zu unterscheiden. In dem einen Falle, welcher durch Utricularia gegeben ist, sehen wir Organe, die ursprünglich Blätter waren, Eigenschaften annehmen, die sonst Sprossen zukommen. Bei dem andern handelt es sich nach der hier vertretenen Auffassung um eine Neubildung von Organen, die phylogenetisch weder Wurzeln noch Sprosse waren, aber Eigenschaften besitzen, wie sie sonst teils Wurzeln, teils Sprossen zukommen. Es wurde auch versucht, über die Bedingungen für das Auftreten dieser Organe und ihre Regenerationsfähigkeit Anhaltspunkte zu gewinnen. Die morphologischen und anatomischen Tatsachen aber sollen nur so weit in Betracht gezogen werden, als sie für die allgemeinere hier erörterte Frage von Interesse sind. Viele Einzelheiten sind also absichtlich nicht mit berücksichtigt.

I. Die Knollenbildungen der Dioscoreen.

Die höchst merkwürdigen Gebilde, um die es sich hier handelt, habe ich seinerzeit bei dem Versuche einer zusammenfassenden Schilderung der Organbildung[2]) der Pflanzen nicht besprochen, ob-

1) Dessen historische Angaben über Auffassungen anderer, soweit sie von Celakovskys Ansichten abweichen, mit Vorsicht aufzunehmen sind. Ich wenigstens mufs mich gegen die Darstellung, die Worsdell von meinen Auffassungen gegeben hat (z. B. über Metamorphose) verwahren. Worsdell citiert auch die Literatur nicht immer richtig; er schreibt mir „an earlier work" („Vergleichende Untersuchungen") zu, das mir selbst ganz unbekannt ist. (The new phytologist II pag. 116.) Vermutlich ist die „Vergl. Entwicklungsgesch. d. Pflanzenorgane" gemeint.

2) Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

wohl Quevas[1]) treffliches Werk darüber durch die Güte des Verfassers in meinem Besitz war. Es geschah dies, weil ich selbst diese Gebilde nicht genügend aus eigener Anschauung kannte und in dem genannten Buche mich nicht referierend verhalten, sondern aus eigener Anschauung schildern wollte. Inzwischen habe ich versucht, diese Lücke möglichst auszufüllen, und eine kurze Darstellung der Knollenbildung der Dioscoreen dürfte um so weniger überflüssig sein, als Quevas Werk einerseits, wie die neuere Literatur zeigt, selbst in Frankreich wenig bekannt geworden zu sein scheint[2]), andererseits es nicht ganz leicht ist, aus der auf anatomische Verhältnisse das Schwergewicht legenden Darstellung das morphologisch Wichtige herauszuschälen. Indem ich auf Quevas Buch ein für allemal hier verweise, gebe ich im folgenden die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen unter vergleichender Heranziehung der Literatur. Zunächst sei an die gröberen Gestaltungsverhältnisse erinnert.

Die Vegetationsorgane, welche sich bei den Dioscoreen aufser den mit Laubblättern versehenen Sprossen und den Wurzeln vorfinden, lassen sich zunächst in zwei Gruppen einteilen: wir finden bei der ersten Gruppe (z. B. D. quinqueloba, D. villosa, Trichopus ceylanicus) kriechende Rhizome ohne sekundäres Dickenwachstum. Untersucht wurde D. quinqueloba. Die Rhizome sind ausgesprochen dorsiventral, sie tragen auf ihrer Oberseite eine Reihe von Sprossen, auf der Unterseite Wurzeln. Der Aufbau ist ein sympodialer. Erwähnenswert ist, dafs die Rhizome auf der Unterseite auch „Wurzelhaare“ be-

---

1) Queva, Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées. Lille 1894.

2) Es ist z. B. nicht erwähnt in der Abhandlung von Leclerc du Sablon, „Sur le tubercule du Tamus communis (Revue générale de botanique T. XIV 1902 pag. 145, ebensowenig in der Abhandlung von Mifs Dale, On the origin, development and morphological nature of the aërial tubers in Dioscorea sativa Linn., Annals of botany Vol. XV 1901 pag. 491. Es wird hier nur eine kurze Mitteilung Quevas in den Comptes rendus erwähnt. Betreffs der Literatur verweise ich auf diese Abhandlungen und auf die ältere von Bucherer, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Dioscoreaceen (Biblioth. Botanica 1889 Heft 16). In der Abhandlung von Uline, Eine Monographie der Dioscoreaceen, Englers botan. Jahrb. 26. Bd. finden sich betreffs der Knollenbildung keine eigenen Untersuchungen und Erörterungen. Was die Speziesbezeichnung der im folgenden erwähnten Dioscoreaarten betrifft, von denen ich eine möglichst grofse Anzahl im Münchener botanischen Garten zusammmenzubringen versucht habe, so kann ich für deren Richtigkeit keinerlei Gewähr übernehmen. Denn eine so grofse Autorität wie Hooker (Flora of British India vol. VI pag. 208) hebt hervor, dafs „the species of Dioscorea are in a state of indescribable confusion“!

sitzen, wie solche ja auch bei anderen Rhizomen (z. B. Mercurialis perennis, Corallorhiza innata) bekannt sind. Es haben diese Rhizome also Eigenschaften, welche in nichts Wesentlichem von denen der Rhizome anderer Monokotylen abweichen, sie kommen deshalb hier nur zum Vergleiche mit den Knollenbildungen der zweiten Gruppe in Betracht.



Fig. 1. Dioscorea sinuata. Von der Sprofsachse abgetrenntes Knollenstück. *A* von oben, *B* von unten. (1/3 der nat. Gröfse.) Die Wurzeln entstehen auf der Unterseite, die jüngsten dem Rande zunächst.

Diese hat Knollen von sehr verschiedener Gestalt, die durch sekundäres Dickenwachstum ausgezeichnet sind, und oft riesige Dimensionen erreichen. Sie lassen sich, von ihren sonstigen Eigenschaften abgesehen, zunächst nach ihrer Symmetrie in zwei Gruppen einteilen, die radiären und die dorsiventralen. Die letzteren sind besonders merkwürdig. Als ihr Typus mögen die von D. sinuata gelten; ihre Knollen sind Gebilde, welche zu den sonderbarsten des Pflanzenreiches gehören. Die flachen, kuchenähnlichen Massen (Fig. 1) liegen, wenigstens bei kultivierten Exemplaren, oberflächlich auf der Erde. Sie sind mit einem äufserlich schuppig zersprengten Peridermmantel bekleidet und tragen auf ihrer Unterseite Wurzeln, welche in nach dem freien (der Anheftungsstelle gegenüberliegenden) Rand der Knollen fort-

schreitender Reihenfolge entstehen. Ein Schnitt rechtwinklig auf die Knollenoberfläche geführt (Fig. 2), zeigt, wie z. B. schon de Bary[1]) hervorhob, dafs ein Cambium (vom Phellogen abgesehen) nur auf der Oberseite der Knollen vorhanden ist; das oberhalb des Cambiums liegende Rindengewebe ist chlorophyllhaltig. Es soll unten gezeigt werden, dafs die Dorsiventralität durch die Lage induciert und nicht umkehrbar ist.

Von den dorsiventralen Knollen unterscheiden sich die radiären durch ein rings herumgehendes Cambium. Auf die Beziehungen zwischen radiären und dorsiventralen Formen wird bei Besprechung der Entwicklungsgeschichte zurückzukommen sein, hier sei nur darauf hingewiesen, dafs die radiären Knollen zwar äufserlich sehr von einander verschieden gestaltet, aber doch im wesentlichen übereinstimmend gebaut sind. Vergleicht man z. B. die riesigen Knollen von D. macroura[2]), welche die Wurzeln der Hauptsache nach alle auf ihrer Oberseite tragen, mit jungen, wurzelähnlichen Knollen von D. japonica u. a., so scheint zwischen beiden ein bedeutender Unterschied zu sein. Junge Knollen von D. macroura (Fig. 3) aber tragen auch die Wurzeln ringsum, mit Ausnahme des untersten Teiles. Dieser wächst später ungemein stark hervor; so kommen die Wurzeln auf die Knollenoberseite. Vermutlich ist D. macroura eine im humosen Urwaldboden wurzelnde Form, für welche die oberflächliche Lagerung der Wurzeln ganz vorteilhaft ist.

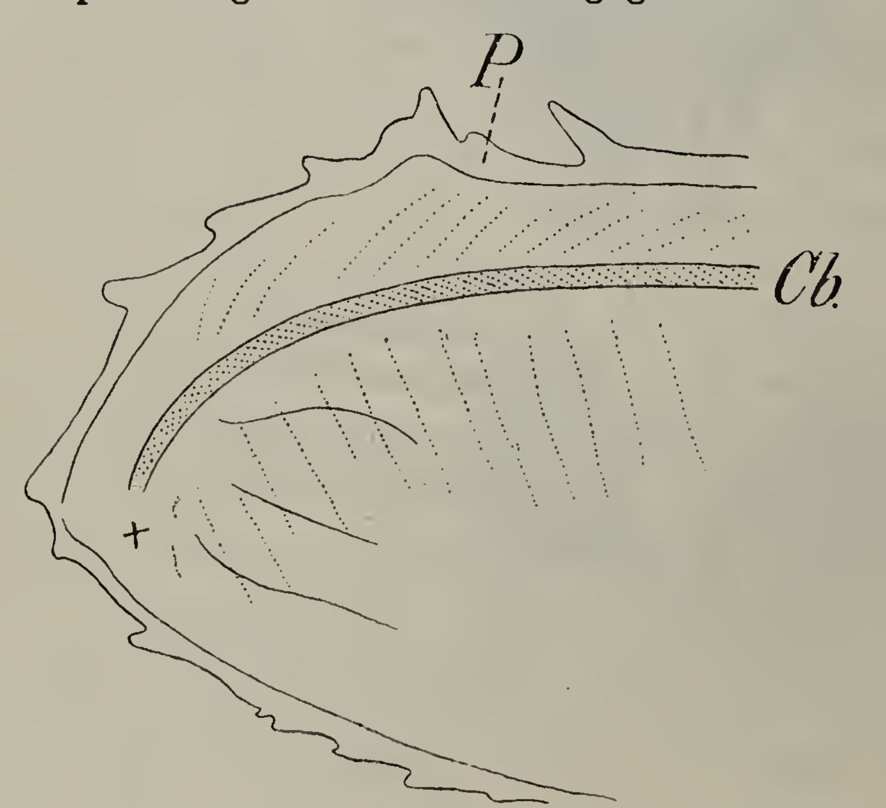


Fig. 2. Längsschnitt durch eine Knolle von Diosc. sinuata. *P* Periderm, *Cb* Cambiumregion, bei × Stelle, wo die jüngsten Wurzeln auftreten. Der Verlauf der Zellreihen im Parenchym der Knolle ist durch punktierte Linien angedeutet.

Was die Entstehung der Knollen anbelangt, so haben wir in Betracht zu ziehen

1) De Bary, Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane pag. 640.

2) Die Knollen dieser Art gehören zu denen, die längere Zeit hindurch fortwachsen, während bei manchen Arten mit periodischer Unterbrechung der Vegetation die Knollen im Jahre nach ihrer Anlegung entleert werden und zugrunde gehen.

1. die Entstehung an der Keimpflanze,
2. die Entstehung der Luftknöllchen,
3. die Knollenbildung an aus Luftknöllchen oder bei der Regeneration entstandenen Sprossen,
4. die Knollenbildung aus Wurzeln.

1. Die Entstehung der Knöllchen an der Keimpflanze.

Aufser den älteren Angaben von Mohl über Testudinaria liegen darüber Untersuchungen von Bucherer, Queva und Leclerc du Sablon vor, die teilweise zu verschiedenen Auffassungen geführt haben.

Besonders diente Tamus communis als Untersuchungsobjekt.

Nach Bucherer entsteht das Knöllchen als Anschwellung der epikotylen Achse des Keimlings, in welcher bald eine Wachstumszone auftritt, deren unterster Teil zum Vegetationspunkt wird. Nach Queva entsteht das Knöllchen durch das Wachstum einer primären Region, welche die zwei ersten Internodien der Hauptachse und einen Teil des Hypokotyls umfafst; später tritt in dieser Region ein sekundäres Dickenwachstum ein. Leclerc du Sablon, welchem, wie erwähnt, Quevas Arbeit unbekannt geblieben zu sein scheint, betrachtet das Knöllchen als eine Anschwellung (renflement) des hypokotylen Stengelgliedes („tigelle"). Dafs auch epikotyle Teile der Sprofsachse an der Knöllchenbildung beteiligt sind, ergibt sich übrigens aus Leclercs eigener Abbildung. Jedenfalls läfst sich sagen, dafs das Knöllchen (Fig. 4 u. 5) als eine Verdickung der dem Kotyledon gegenüberliegenden Seite der Sprofsachse des Keimlings auftritt, die



Fig. 3. Dioscorea macroura. Basis einer aus einem „Luftknöllchen" (*A*) entstandenen Pflanze. Am Grunde der Sprofsachse hat sich eine neue Knolle entwickelt, welche die Wurzeln ringsum trägt. An älteren Knollen sind die Wurzeln durch starkes Wachstum der nach unten gekehrten Partie alle auf die Oberseite verschoben.

sich rasch mit Stärke (in ihrem inneren Teile) füllt, die Hauptwurzel zur Seite drängt, bald selbst Wurzeln erzeugt und, nachdem sie zuerst etwa erbsenförmig war, später beginnt, einer dicken Wurzel ähnlich in den Boden einzudringen. Dieses Wachstum wird dem Knöllchen ermöglicht durch ein Teilungsgewebe, welches Parenchym und in diesem neue Leitbündel erzeugt. Die wurzelähnliche Knolle besitzt an ihrer Basis einen Vegetationspunkt, über dessen Beschaffenheit die genannten Autoren nicht einig sind. Zwar ist darüber kein Zweifel, dafs er bedeckt ist von Periderm, und dafs im Innern ein Cambium sich befindet. Dieses lassen Bucherer und Queva rings herumgehen, während Leclerc du Sablon angibt, dafs am Vegetationspunkte

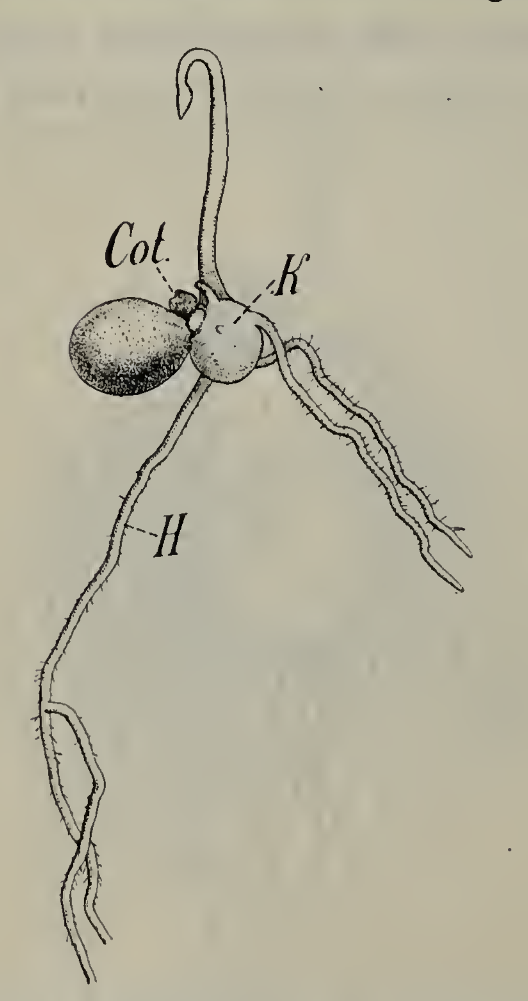


Fig. 4. Tamus communis. Keimpflanze, 2mal vergr. *Cot* Basis des im Samen als Saugorgan steckenden Kotyledons, *K* Knöllchen, *H* erste Wurzel.

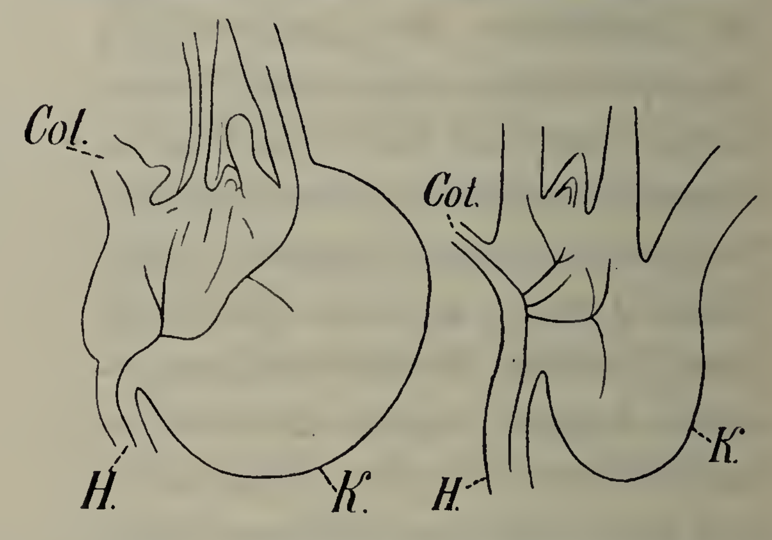


Fig. 5. Links Längsschnitt durch eine Keimpflanze von Tamus communis; rechts durch eine solche von Dioscorea sinuata. Vergr.

kein Cambium mehr zu unterscheiden sei, sondern nur ein Meristem mit allseits erfolgenden Teilungen, das nach den Seiten hin in das Cambium übergeht. Ich habe das Scheitelwachstum der Tamusknollen nicht selbst untersucht, bei anderen wurzelähnlichen Dioscoreaknollen (D. Batatas, japonica) aber mich nicht davon überzeugen können, dafs der Meristemmantel deutlich abgegrenzt auch über den Vegetationspunkt herübergeht. Auch Querschnitte durch die Scheitelregion zeigen, dafs der die Leitbündel enthaltende Centralcylinder zunächst von seiner Peripherie kein deutlich abgegrenztes Cambium aufweist. Dafs hier Teilungen vor sich gehen, zeigt die Tatsache, dafs neue Leitbündel hier angelegt werden. Aber eine

s c h a r f e Abgrenzung des Teilungsgewebes war erst in älteren Knollenteilen wahrnehmbar.

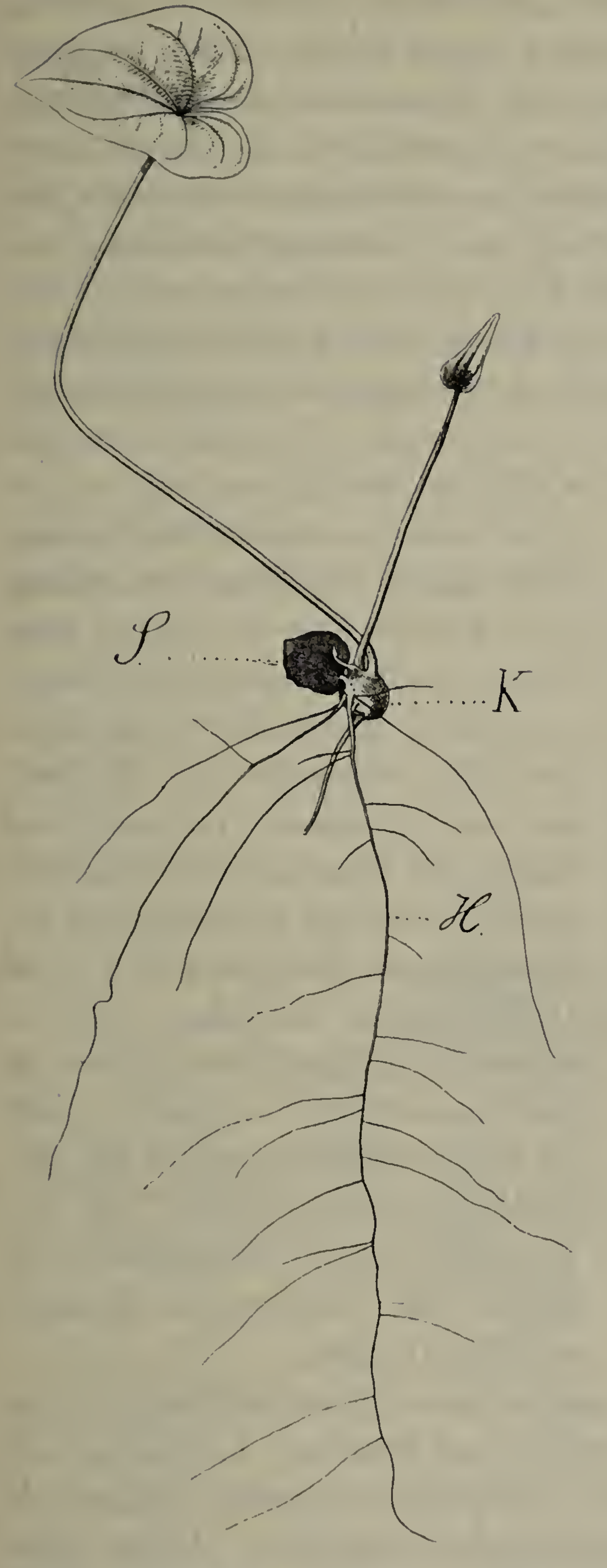


Fig. 6. Keimpflanze von D. sinuata. Das Knöllchen *K* schief von der Unterseite gesehen, das Kotyledon steckt in der Samenschale *S*.

Ganz ähnlich verläuft die Keimung von D. sinuata (Fig. 5 u. 6), nur dafs der anfangs etwas schräg nach abwärts gerichtete knollenförmige Auswuchs bald annähernd horizontal und dorsiventral wird. Auch für Testudinaria dürfte die Entstehung der Knolle dieselbe sein. Samen, welche ich der Güte des Herrn Dr. M a r l o t h in Kapstadt verdankte, keimten leider nicht; ich hatte aufser einer alten Pflanze nur einige junge Knollen zur Verfügung, die ich vor Jahren im botanischen

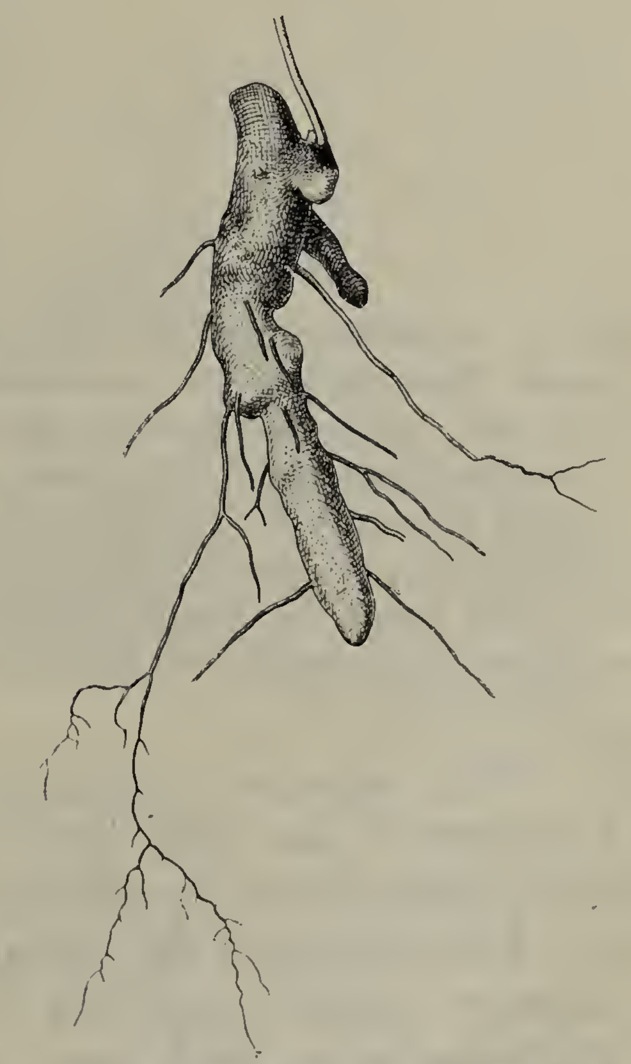


Fig. 7. Ältere Tamusknolle, auf $^{1}/_{3}$ verkleinert.

Garten in Marburg aus Samen erzog. Wenn wir uns denken, dafs bei Tamus communis die Anschwellung der Keimpflanzenachse nicht

einseitig erfolgt (vergl. Fig 5 links), sondern auch auf der Seite, wo das Kotyledon steht, so würden wir eine Knolle erhalten, bei welcher die Hauptwurzel in der Mitte steht und später Seitenwurzeln in gegen den Rand der Unterseite der Knolle hin fortschreitender Reihenfolge entstehen, also den Typus der Knollen von Testudinaria. Bekanntlich entwickelt sich hier die Knolle zu einem riesigen oberirdischen Gebilde, bei welchem auch die Peridermausbildung den Lebensverhältnissen entsprechend eine ganz andere ist, als bei den durch ihr Wachstum im Boden geschützten unterirdischen Knollen. Mohls Ansicht, dafs die beblätterten Sprosse, die an der Knolle sich in jeder Vegetationsperiode neu entwickeln, Adventivsprosse seien, kann wohl nicht als zutreffend betrachtet werden. Offenbar handelt es sich um basale Seitensprosse der alten Sprosse. Eine Knolle von Dioscorea sinuata aber könnte man der Hälfte einer Knolle von Testudinaria vergleichen, nur dafs sie viel flacher ist als diese; an beiden entstehen die Wurzeln auf der Unterseite in nach dem Rande hin fortschreitender Reihenfolge. Auch die Zersprengung des Korkmantels wiederholt sich ja bei D. sinuata in ähnlicher, nur viel schwächer ausgebildeter Weise als bei Testudinaria; offenbar greift auch die Cambiumschicht bei Testudinaria ebensowenig wie bei D. sinuata auf die Grundfläche der Knolle (an welcher die Wurzeln entstehen) über.

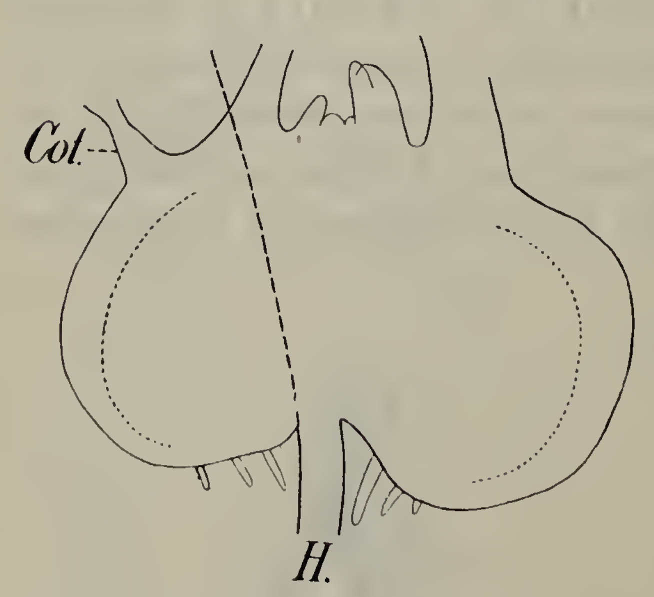


Fig. 8. Schematische Abbildung einer jungen Testudinariaknolle (konstruiert, nicht auf Grund von Beobachtungen). Gestrichelt angedeutet das Cambium. Auf der Unterseite die Wurzeln in ihrer Reihenfolge angedeutet. Wenn man sich die linke Hälfte der Knolle wegdenkt, erhält man die Knolle von D. sinuata.

Wir sahen also, dafs die besprochenen Knollenbildungen der Keimpflanzen sich trotz ihrer verschiedenen äufseren Ausbildung auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückführen lassen, insofern sie alle Anschwellungen der Keimpflanzen-Achse darstellen. Diese findet entweder allseitig statt (bei Testudinaria, soweit aus späteren Entwicklungsstadien geschlossen werden darf) oder einseitig. Die einseitige Anschwellung bleibt entweder dorsiventral mit einseitigem Meristem (D. sinuata) oder wird durch ein rings herumgehendes Cambium radiär und dann häufig wurzelähnlich. Ob wir diese Reihe, bei welcher Testudinaria das ursprüngliche Verhalten darstellen würde,

die Formen mit wurzelähnlichen Knollen die am meisten abgeleiteten, als eine phylogenetische betrachten dürfen, bleibt natürlich durchaus fraglich. Eine auf mehrere Internodien sich erstreckende knollige Verdickung der Keimachse mit sekundärem Dickenwachstum kommt auch bei anderen Monokotylen, z. B. Beaucarnea tuberculata vor, mit welcher man Testudinaria — was das Verhalten der Keimpflanzen anbetrifft — vergleichen könnte.

Es besteht aber auch die Möglichkeit einer anderen Ableitung der Dioscoreenknollen, welche bei Besprechung der Keimung einer rhizombildenden Form erörtert werden soll.

2. Entstehung der Luftknöllchen.

Eine Anzahl von Formen, z. B. D. Batatas, D. macroura, D. japonica u. a., besitzt bekanntlich eine ungeschlechtliche Vermehrung

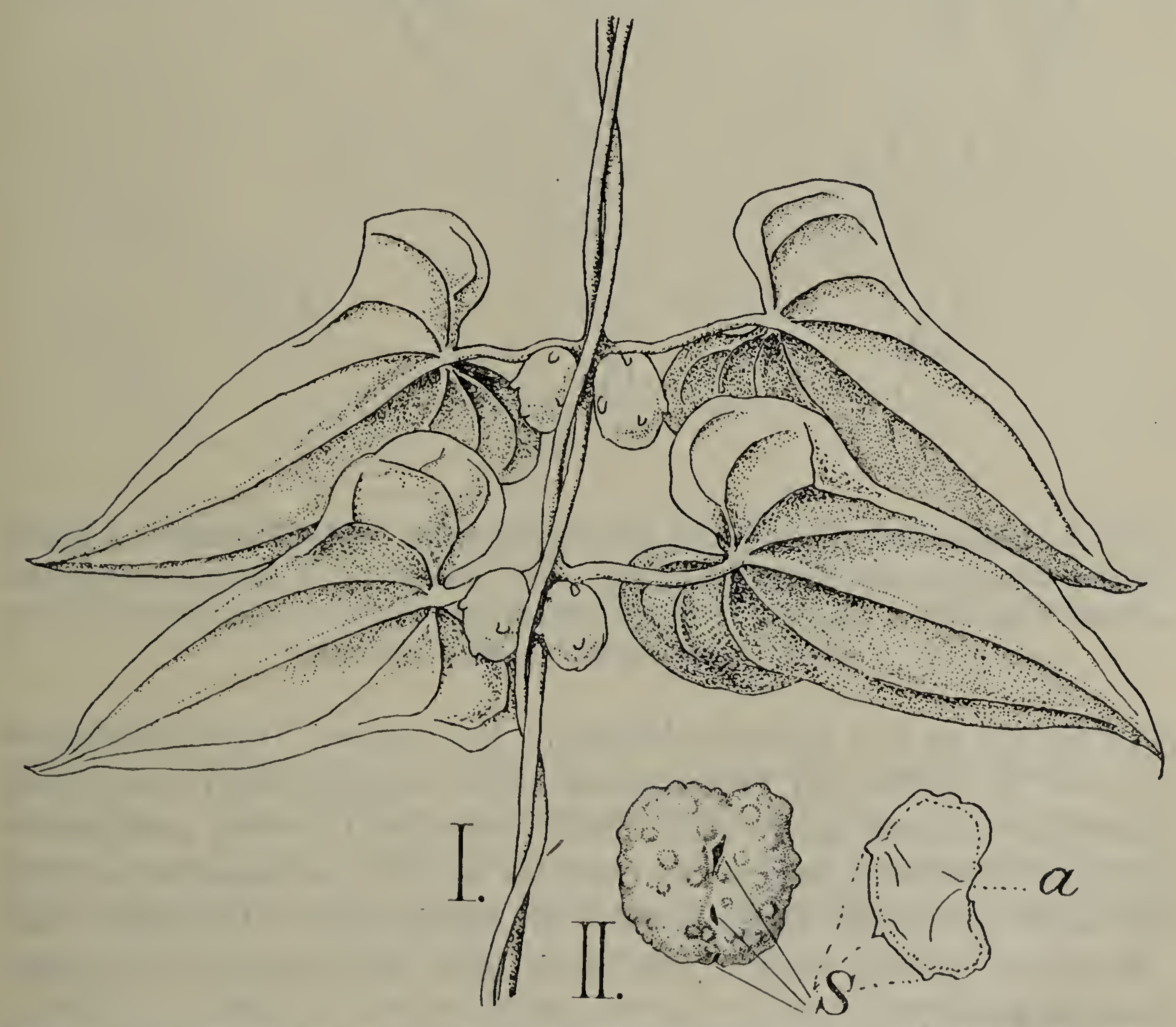


Fig. 9. I. Sprofsstück von D. japonica (welches sich nach abwärts gerichtet entwickelt hatte) mit vier Luftknöllchen. Die kleinen Höcker auf deren Oberfläche sind Wurzelanlagen. II. Luftknöllchen von D. macroura. Rechts von oben sieht man drei Knospen (*S*) in Vertiefungen liegend, links ein Längsschnitt; *a* Anheftungsstelle, punktiert das Cambium.

durch Knöllchen, welche sich in der Achsel der Laubblätter weit oben an den Sprossen bilden (Fig. 9 I). Diese Knöllchen besitzen eine Anzahl von Sprofs- und von Wurzelanlagen. Ihre Entstehung fand ich bei den unten zu erwähnenden Stecklingen von D. Batatas folgendermafsen: In der Blattachsel entwickelt sich zunächst ein Sprofs [1]) (*J* Fig. 10), der an der Knöllchenbildung nicht teilnimmt, sondern sich als Inflorescenz oder vegetativer Sprofs ausbildet. An seiner Basis entsteht deckblattlos ein Seitensprofs zweiter (V_1), an ihm ein solcher dritter (V_2) Ordnung, ein Vorgang, der sich noch weiter erstrecken kann. Nach Queva (a. a. O. pag. 385) beteiligt sich gewöhnlich nur

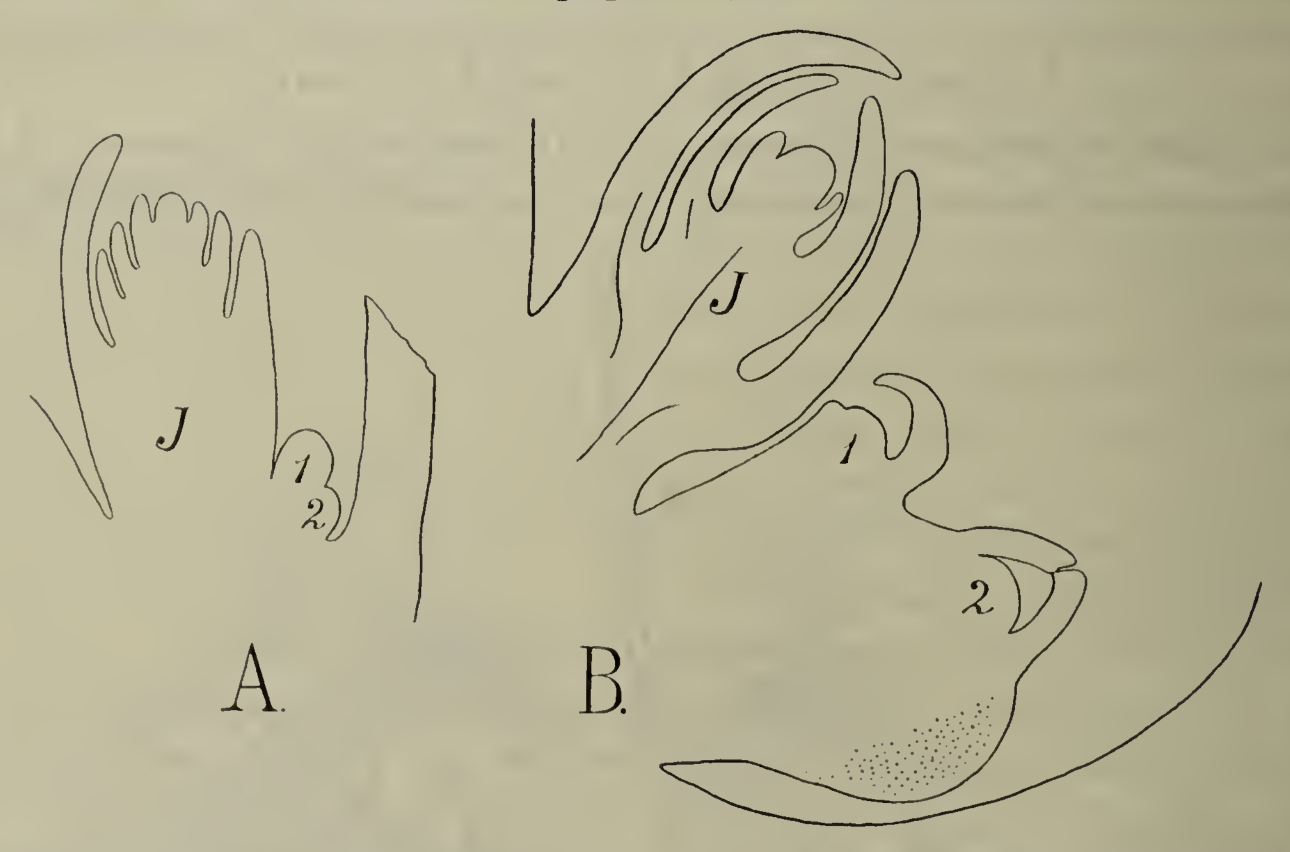


Fig. 10. Luftknöllchenbildung von Dioscorea Batatas im Längsschnitt. *J* Sprofs, welcher nicht an der Knöllchenbildung Anteil nimmt, *1*, *2* deckblattlose Seitensprosse von *J*. *A* jünger, *B* älter. Punktiert die meristematische Zone, die später bedeutend an Volumen zunimmt.

ein Sprofs an der Knöllchenbildung. Die beiden Vegetationspunkte V_1 und V_2 werden auf gemeinsamer Basis emporgehoben und rücken durch Entwicklung des zwischen ihnen liegenden Gewebes auseinander, auf der Aufsenseite des ganzen Gebildes ist eine meristematische Zone, die unter gewöhnlichen Umständen ihr Wachstum bald einstellt, aber wie unten gezeigt werden soll, auch zum Weiterwachsen veranlafst werden kann.

An den Luftknöllchen von D. macroura (Fig. 9, II), welche nicht selten die Gröfse des Samens einer Rofskastanie (Aesculus Hippo-

1) In anderen Fällen mehrere.

castanum) erreichen, sieht man oben mehrere Vegetationspunkte (welche hier wie bei den anderen Arten durch Niederblätter geschützt sind) hintereinander liegen. Der Durchschnitt zeigt die Lage der meristematischen Region des Knöllchen. Das Knöllchen entsteht also durch im ersten Jugendstadium erfolgende (primäre) Anschwellung einer oder mehrerer Sprofsachsen. Im letzteren Falle ist das Knöllchen eigentlich eine Art sympodiales Gebilde, es sind Sprofsachsen verschiedener Generationen miteinander in die Bildung des Knöllchens aufgegangen.

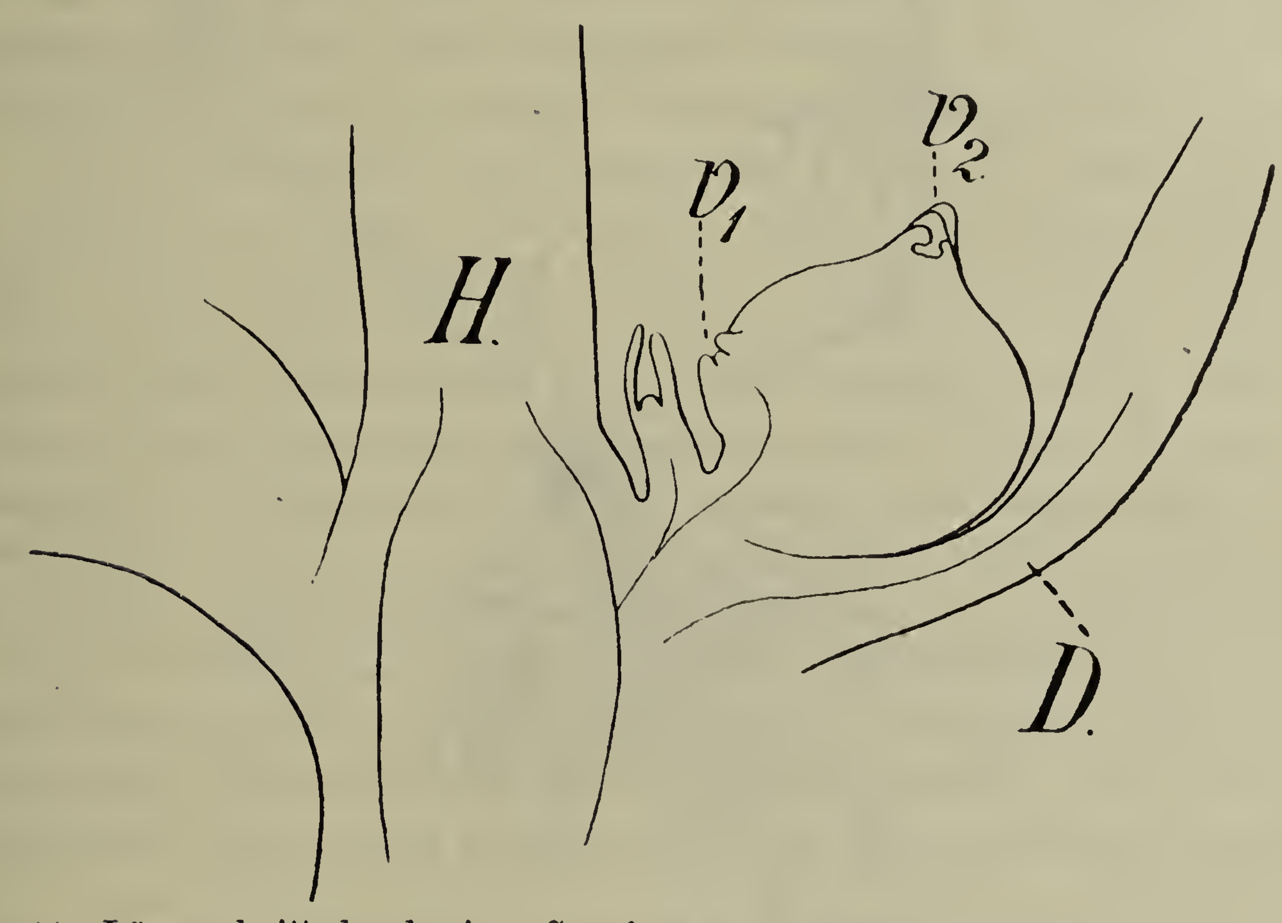


Fig. 11. Längsschnitt durch einen Sprofs von D. japonica, *H* Sprofsachse, *D* Blatt, in dessen Achsel sich ein Luftknöllchen mit zwei Vegetationspunkten V_1 und V_2 gebildet hat. Auf der dem Blatte *D* zugekehrten Seite des Knöllchens eine meristematische Zone.

Als eine Anschwellung der Sprofsachse betrachtet auch Queva die Knöllchen. („Le bulbille du Dioscorea Batatas a donc la valeur d'un bourgeon axillaire renflé). Mifs Dale gibt einige anatomische Einzelheiten, sie meint, dafs aufser den ursprünglichen Knospen der Knolle auch adventive in deren Nähe entstehen. Solche habe ich nicht beobachtet. Dafs die Luftknöllchen nichts anderes darstellen als eine Hemmungsbildung der gewöhnlichen Dioscoreaknollen, wird unten zu zeigen sein; es ist darauf besonderes Gewicht zu legen, weil gerade bei der Bildung der Luftknöllchen der Vorgang der Knollenbildung besonders deutlich verfolgt werden kann.

3. Entstehung der Knollen an aus Luftknöllchen oder aus Adventivsprossen entstandenen Pflanzen.

An der Basis derartiger Sprosse bildet sich frühzeitig eine Knolle. Ihre Entstehung fand ich in den untersuchten Fällen (D. Batatas, D. japonica, D. macroura) im wesentlichen in derselben Weise wie bei den Keimpflanzen vor sich gehend, d. h. die Knollen ent-

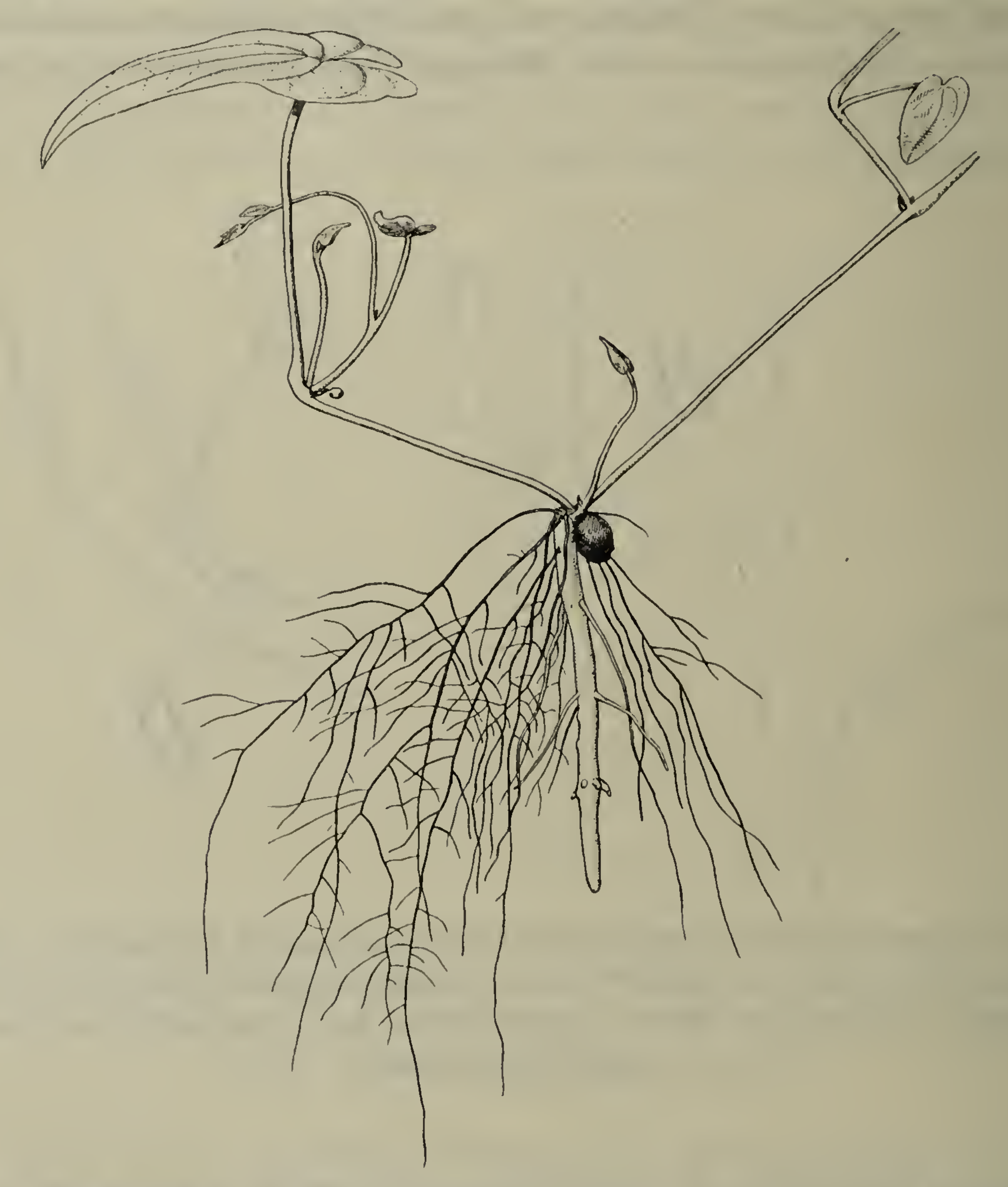


Fig. 12. Dioscorea alata. Junge Pflanze, welche sich aus einem Luftknöllchen (dunkel gehalten) entwickelt hat. Dieses selbst hat einige Wurzeln entwickelt. Die Mehrzahl der Wurzeln aber entspringt aus der neuen, wurzelähnlichen Knolle (hell), welche an der Stammbasis (die auch einige Wurzeln trägt) entstanden ist. ($^1/_2$ der nat. Gr.)

stehen als lokale Anschwellungen der Sprofsachse zunächst „primär", erreichen aber ihre Weiterentwicklung durch den Besitz eines Teilungsgewebes. Eine endogene Entstehung der Knollen, wie man sie nach einer Angabe und Abbildung (Pl. XVI, Fig. 26) Quevas vermuten könnte, konnte ich in keinem Falle nachweisen. Da an der An-

schwellung, welche zur Knolle wird, frühzeitig Wurzeln auftreten, und an der jungen Knolle die Wurzelbildung viel näher nach dem Scheitel der Knolle hin vorrückt, als dies späterhin der Fall ist, so kann man leicht eine (endogen entstehende) Wurzelanlage mit der Anlage einer jungen Knolle verwechseln. Während man aber bei den Wurzeln deutlich erkennt, dafs sie ihrer Entstehung gemäfs das Rindengewebe durchbrechen, ist dies bei den Knollen nicht der Fall. Das äufsere Gewebe der Sprofsachsen setzt sich ohne Unterbrechung in das der Knollen fort. Bei der zweifellosen Homologie, welche zwischen Erdknollen und Luftknollen besteht, wäre es auch sehr merkwürdig, wenn die ersteren anders entständen als die letzteren.

Ein Luftknöllchen von D. macroura, welches ich, statt es in Erde zu pflanzen, auf einem hie und da etwas angefeuchteten Substrate liegen liefs, entwickelte an der Basis einer seiner sich sonst nicht weiter entwickelnden Knospen eine Anschwellung, welche ganz die Gestalt eines Luftknöllchens besafs, aber selbstverständlich nicht wie dieses mehrere Sprofsvegetationspunkte aufwies. Diese Tatsache ist deshalb von Interesse, weil sie die weiterhin noch eingehender zu begründende Anschauung, dafs die Luftknöllchen nichts anderes sind als durch mangelhafte Wasserzufuhr hervorgerufene Hemmungsbildungen der Erdknollen anschaulich erläutert: die Knollenanlage, welche eigentlich zu einer mit zahlreichen Wurzeln versehenen rasch heranwachsenden Erdknolle sich hätte entwickeln sollen, war stehen geblieben und hatte sich zu einem luftknollenähnlichen Gebilde entwickelt.

4. Knollenbildung aus Wurzeln.

Diese untersuchte ich an einer als D. eburnea Lour. var. fusca hort. bezeichneten Pflanze, welche sich ganz ähnlich verhielt wie die von Queva untersuchte D. illustrata. In Fig. 12 ist ein Knöllchen abgebildet, das Wurzeln und (an dem seiner ursprünglichen Anheftungsstelle gegenüberliegenden Ende) einen beblätterten Sprofs getrieben hat, der an seinem ersten Knoten sich ziemlich stark bewurzelt hat. Die Knollen entstehen hier aus Wurzeln, die an ihrer Spitze anschwellen und ihre Struktur anatomisch so verändern, dafs sie der der übrigen Dioscoreenknollen gleicht. Die Wurzeln, welche an ihrem Ende eine Knolle bildeten, hatten an im Gewächshaus ausgepflanzten Exemplaren teilweise eine bedeutende Länge (Fig. 13) (bei einer mafs ich 2 m), so dafs dadurch auch für eine Entfernung der neuen Pflanze von der alten gesorgt ist; andererseits hat Queva an der Insertionsstelle des Sprosses auch der alten Knolle aufsitzende neue beobachtet,

welche wir wohl als aus einer sehr frühzeitig erfolgenden Umbildung von Wurzeln hervorgegangen betrachten dürfen. — Die Knollen leben nur ein Jahr, an der dem früheren Wurzelvegetationspunkt entsprechenden Stelle entsteht (endogen, weil ein Korkmantel vorhanden ist) ein Sprofsvegetationspunkt, der sich zu dem beblätterten Sprosse entwickelt.

Es bleibt nun noch übrig, auf Grund der oben kurz angeführten Tatsachen die morphologische und biologische Bedeutung der Dioscoreenknollen zu erörtern, wobei auch der anatomische Bau kurz zu erwähnen sein wird.

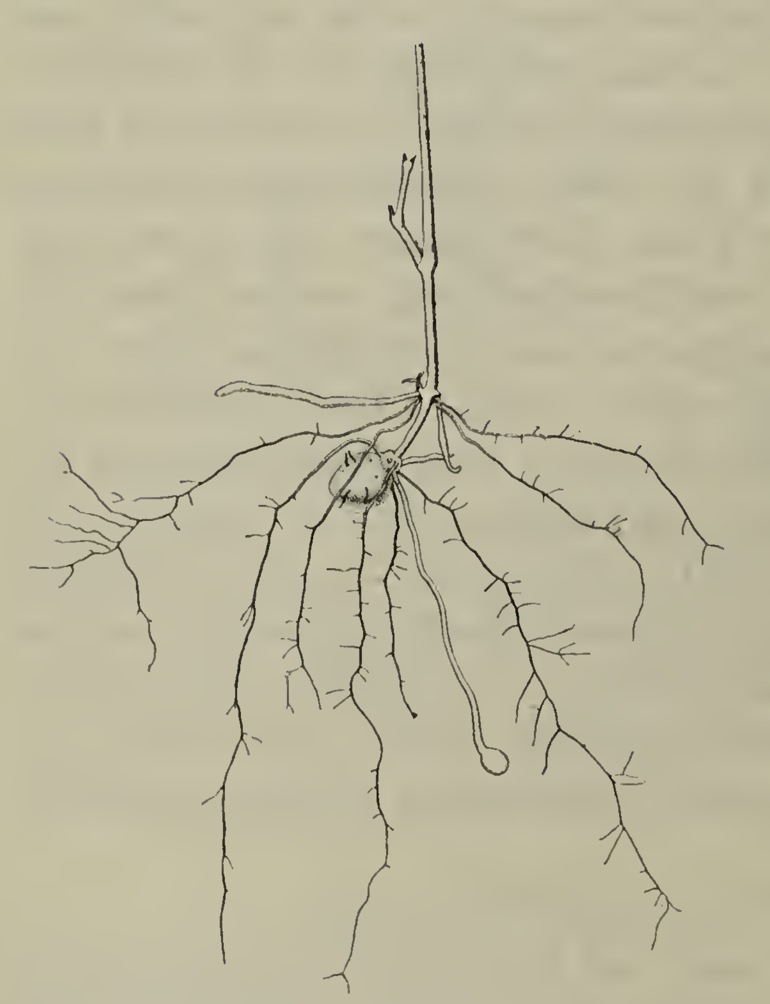


Fig. 13. Dioscorea eburnea. Aus einer Knolle entstandene Pflanzen. An der Knolle hat sich neben gewöhnlichen Wurzeln auch eine entwickelt, welche an der Spitze zu einer Knolle angeschwollen ist.

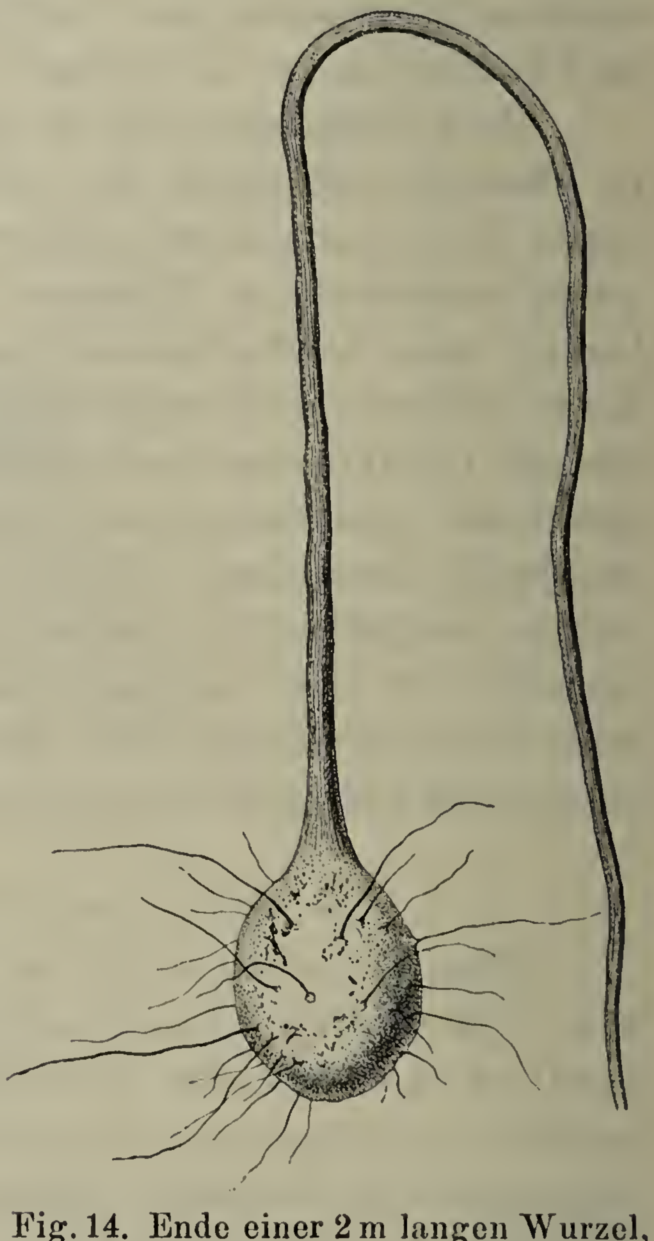


Fig. 14. Ende einer 2 m langen Wurzel, welche eine Knolle gebildet hat.

1. Morphologische Bedeutung. Zunächst sei hervorgehoben, dafs die Knollen, so sehr sie auch äufserlich voneinander verschieden sind, doch einander in ihrem Bau und ihrer Entstehung so sehr gleichen, dafs wir nicht daran zweifeln können, dafs sie homologe Gebilde sind. Alle haben einen von zahlreichen Leitbündeln (deren Bau im wesentlichen der der Sprofsleitbündel ist) durchzogenen centralen Teil und an dessen Peripherie meist ein Teilungsgewebe,

das den sekundären Zuwachs der Knolle vermittelt, sowie weiter aufsen Phellogen. Es sind nun drei Möglichkeiten gegeben: entweder sind die Knollen aus Umbildung anderer Organe hervorgegangen, und zwar entweder blattlose Sprosse oder Wurzeln, oder sie sind Neubildungen, Organe „sui generis", welche teils Sprofs, teils Wurzelcharaktere aufweisen. Wenn man eine junge äufserlich aufserordentlich wurzelähnliche Knolle von D. Batatas, D. japonica u. a. sieht (Fig. 10), wenn man bemerkt, dafs diese jungen Knollen nicht nur Wurzelhaare haben (welche aber, wie wir sahen, auch an den Rhizomen von D. quinqueloba sich finden), sondern auch einen Vegetationspunkt, der vom Dauergewebe bedeckt dem einer Wurzel gleicht, ferner, dafs ihre Streckungszone wie bei den Wurzeln eine sehr kurze ist[1]) und auch eine ähnliche Lage habe wie bei den Wurzeln, so versteht man leicht, wie Sachs und andere Forscher diese Organe als echte Wurzeln ansprechen konnten. Man könnte für die Wurzelnatur auch die Entstehung der Knollen von D. illustrata anführen, bei welcher wir ja sehen, wie eine Wurzel in der Spitze direkt sich in eine Knolle umwandelt. Die merkwürdige Gestalt der Knollen von D. sinuata wäre kein Grund, ihnen die Homologie mit Wurzeln abzusprechen; einigermafsen ähnliche flache Wurzeln homologer Gebilde finden sich ja auch z. B. bei einigen Podostemaceen. Ferner wird sich ergeben, dafs die „Polarität" bei der Regeneration dieser Knollen im allgemeinen mit der der Wurzeln übereinstimmt. Aber trotzdem sind sie sicher keine Wurzeln. Nicht nur ihr anatomischer Bau, auch ihre Entstehung an der Keimpflanze, ferner die Bildung der Luftknöllchen zeigen, dafs sie keine Wurzeln sein können, sondern durch eigenartige Verdickung von Sprofsachsen zustande kommen. Wie sollte man z. B. die mit mehreren Vegetationspunkten versehenen Luftknöllchen von D. macroura, deren Entstehung die Entwicklungs-

---

1) Es zeigt sich dies bei horizontal gelegten Knollen, bei denen die Abwärtskrümmung kurz hinter der Spitze erfolgt. Die bekannte Methode der Anbringung von Teilstrichen gab keine befriedigenden Resultate. Die Pflanzen leiden bei dem Ausgraben und Wiedereinsetzen; es findet dementsprechend vielfach eine Wachstumshemmung der Knollen statt und es wäre erwünscht, die Ermittelung der Wachstumsverteilung in ihnen eingehender vorzunehmen. Dafs es aber wurzelähnliche Organe gibt, welche auch in ihrer Wachstumsverteilung den Wurzeln gleichen, scheint mir auch aus einer Beobachtung an den aufserordentlich wurzelähnlichen Ausläufern von Herminium Monorchis (die später an der Spitze zu einer Knolle anschwellen), hervorzugehen; ich fand bei zweien derselben eine Streckungszone von nur $1^1/_2$—2 mm Länge. Diese Ausläufer besitzen auch Wurzelhaare, sie gleichen also Wurzeln aufserordentlich, sind aber bekanntlich eigentümlich modifizierte Sprosse.

geschichte uns zeigt, als Wurzeln betrachten können? Zudem haben die Wurzeln der Dioscoreen ganz den normalen Bau und die gewöhnliche Entstehung. Die Tatsachen liegen nach dieser Richtung wie mir scheint, so klar, dafs sie keiner ausführlicheren Erläuterung bedürfen. Bliebe die Möglichkeit, die Knollen als blattlose Sprosse aufzufassen, womit die anatomische Struktur übereinstimmen und wofür auch sprechen würde, dafs es tatsächlich Dioscoreen mit Sprofsrhizomen gibt. Man müfste dann annehmen, dafs die Blattbildung verloren gegangen sei, und dafs diese blattlos gewordenen Sprosse teils die Gestalt und die Wachstumsweise von Wurzeln, teils die eigenartiger Reservestoffbehälter angenommen hätten. Für eine solche Annahme liefse sich auch die Entwicklung der Rhizome von D. quinqueloba (mit welcher wahrscheinlich die anderen rhizombildenden Arten übereinstimmen) anführen. Der Keimsprofs wird hier zum ersten aufrecht wachsenden beblätterten Sprofs (*St* Fig. 15). In der Achsel eines Schuppenblattes (*N* Fig. 15) bildet sich an seiner Basis an der dem Kotyledon gegenüberliegenden Seite ein sich knollig verdickender Seitensprofs (St_1 Fig. 15), mit welchem der sympodiale Aufbau des Rhizoms beginnt. Diesem ersten Seitensprosse könnte man die Knollen anderer Dioscoreen homolog setzen. Aber doch nur mit Zuhilfenahme einer Anzahl von Hypothesen, die sich — bis jetzt wenigstens — nicht überzeugend begründen lassen. Man müfste annehmen, dafs die Blattbildung diesen Sprossen vollständig verloren gegangen sei und dafs deren Deckblatt ganz und gar verkümmert sei. Wenn die Knollen phylogenetisch blattlos gewordene Sprosse wären, sollte man erwarten, dafs ihr Vegetationspunkt leicht in einen beblätterten Sprofs übergeführt werden könnte. Bis jetzt ist dies nicht gelungen und auch bei den an Wurzeln entstandenen Knollen von D. eburnea u. a. handelt es sich nicht um eine direkte

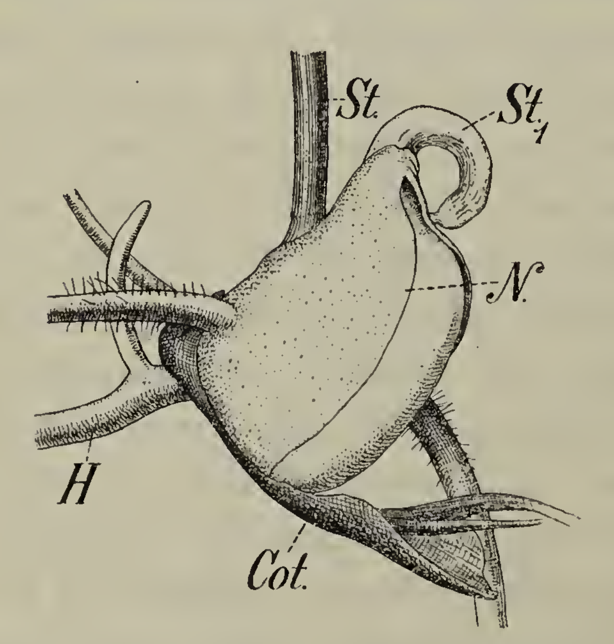


Fig. 15. Unterer Teil einer Keimpflanze von Dioscorea quinqueloba. *Cot* zerfetzter, ursprünglich mit seinem Ende in der Samenschale (welche oberhalb *H* an der linken Seite der Abbildung liegen würde) steckender Kotyledon. *H* Hauptwurzel, *St* Keimsprofs, *N* Niederblatt, in dessen Achsel sich der Sprofs St_1 entwickelt hat; es ist durch die Anschwellung von dessen basalem Teile schon der Länge nach gesprengt.

Überführung des Knollenvegetationspunktes in einen Sprofsvegetationspunkt. Zudem ist zu bedenken, dafs tatsächlich die knollenbildenden Dioscoreen, wie schon der Besitz des Cambiums zeigt, eine von den übrigen andern abweichende Entwicklungsweise darstellen. Wenn also auch die Eigenschaften der Dioscoreenknollen sich viel mehr nach der Sprofsseite als nach der Wurzelseite neigen, so erblicke ich darin doch keinen ausschlaggebenden Grund, sie phylogenetisch auf Sprosse, welche die Blattbildung ganz und gar verloren haben, zurückzuführen. Auch würde die Knollenbildung von Testudinaria schlecht zu einer solchen Annahme stimmen, während wir oben sahen, dafs wir auf Grund der Entwicklungsgeschichte die sämtlichen Knollenbildungen der Dioscoreen in befriedigender Weise miteinander in Beziehung setzen können.

Wir haben also zwei verschiedene Auffassungsmöglichkeiten: die eine mufs eine Anzahl von hypothetischen Annahmen aufstellen, um die Möglichkeit, die Knollen als umgebildete Sprosse zu betrachten, zu retten. Die andere schmiegt sich unmittelbar den Tatsachen an.

Warum sollten wir diese Gebilde als etwas anderes auffassen, als das, was sie nach der unmittelbaren Beobachtung sind: in den meisten Fällen als Auswüchse der Sprofsachse, in einigen als Umbildungen von Wurzelenden, welche dadurch, dafs sie mit einem Teilungsgewebe ausgerüstet sind, die Möglichkeit der Weiterbildung in sehr auffallender und merkwürdiger Weise erhalten haben? Wohl aber haben sie Eigenschaften, welche wir sonst bei Sprossen und bei Wurzeln getrennt finden, in sich vereinigt. Auf die ersteren wurde soeben hingewiesen, und einzelne dieser Knollen sind, wie gleichfalls erläutert wurde, so auffallend wurzelähnlich, dafs hervorragende Forscher sie unbedenklich als Wurzeln betrachtet haben.

Dafs diese Knollen es sind, welche den Dioscoreen ihre rasche Entwicklung und die teilweise mächtige Entwicklung der schlingenden Sprofsachsen ermöglichen, ist klar; immerhin wird es nicht überflüssig sein, kurz zu erwähnen, wie dies geschieht. Übrigens ist die Knollenbildung keineswegs auf die grofsen Dioscoreen beschränkt. Die merkwürdige, mit kurzen, nicht schlingenden Sprossen versehene D. pyrenaica besitzt gleichfalls Knollen, an deren von einem Schopf von Niederblättern gekröntem Gipfel die Sprosse entspringen. Leider konnte ich die Keimung hier nicht verfolgen, wahrscheinlich gehören die Niederblätter den aufeinanderfolgenden Sprofsachsen an.

2. Was die Funktion der Dioscoreen-Knollen anbelangt, so hat man sie allgemein und mit vollem Rechte als Reservestoffbehälter betrachtet.

Aber damit ist ihre Funktion nicht erschöpft. Sie sind vor allem auch „Wurzelträger", Organe, welche die Ausbildung eines viel reicheren Wurzelsystems ermöglichen, als es sonst der Pflanze zu Gebote stehen würde. Wie die kleinen, mir aus eigener Anschauung nicht bekannten chilenischen Dioscoreaarten sich verhalten mögen, vermag ich nicht zu sagen, vielleicht ähnlich wie D. pyrenaica, bei welcher an der Basis der entwickelte Knollen einseitig ein Büschel Wurzeln entspringt. Die bedeutende und rasche Entwicklung der windenden Dioscoreen aber ist nicht nur durch das Vorhandensein von Reservestoffen ermöglicht, sondern namentlich auch durch das an den Knollen befindliche Wurzelsystem. Ein Blick auf die Abbildungen (z. B. von Dios. sinuata Fig. 1, D. alata und Batatas Fig. 12, 17) genügt, um diese Bedeutung klar zu machen.

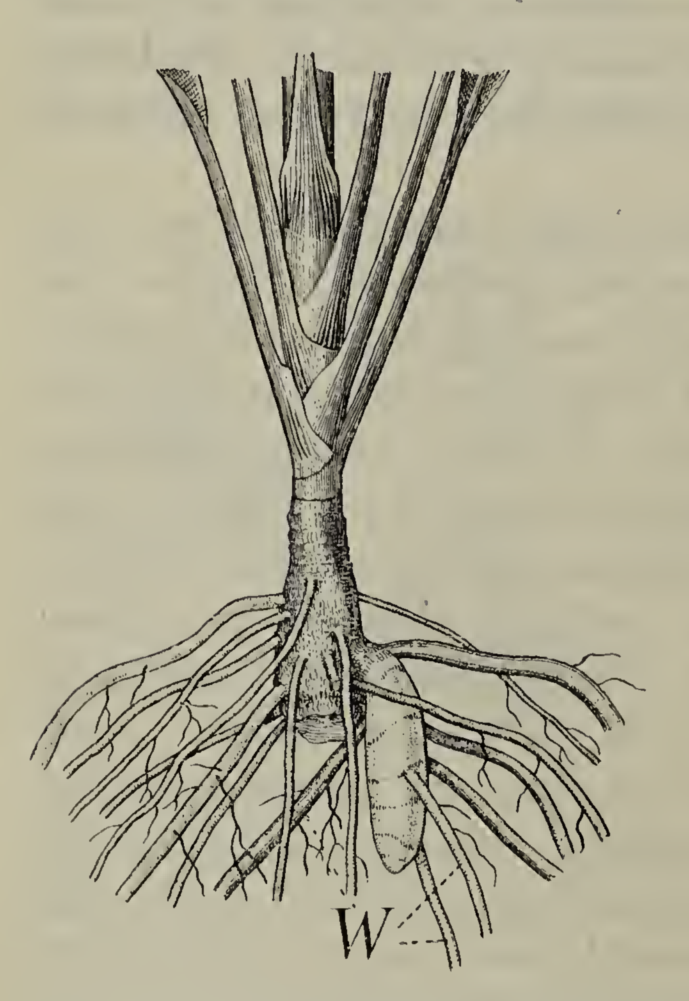


Fig. 16. Cordyline terminalis. Basis einer Pflanze, deren unterer mit Knollensprossen versehener Teil entfernt worden war. Es hat sich nahe dem basalen Ende des Stecklings ein neuer, positiv geotropischer Sprofs entwickelt, aus welchem Wurzeln entspringen.

Sehen wir uns nach Organen analoger Bedeutung bei den Monokotylen um, so kommen hier vor allem die Knollen von Dracaena und Yucca in Betracht. Die senkrecht nach abwärts wachsenden Knollen dieser Pflanzen erreichen bedeutende Länge und Dicke, namentlich die baumartigen Dracaenen haben mächtige unterirdische Knollen. Es sind mit Niederblättern versehene Sprofsknollen, welche aber normal [1]) nie zu Laubsprossen auswachsen. Sie entstehen, wie ich an den Keimpflanzen von Cordyline australis beobachtete, frühzeitig, schon ehe es zur Ausbildung einer deutlich hervortretenden oberirdischen Sprofsachse kommt. Macht man einen Kopfsteckling von Dracaena, so bildet er zum Ersatz für die verlorenen Knollen ein

---

1) Für Yucca hat Sachs (Gesammelte Abhandlungen pag. 1188) gezeigt, dafs die Knollen, wenn der Laubsprofs entfernt oder im Wachstum gehemmt wird, austreiben können. Aber dies ist eben ein bei normalem Verlauf der Vegetation nicht eintretender Vorgang.

oder mehrere Knollensprosse an seiner Basis (Fig. 16). Dafs nun diese Knollen nicht nur als Reservestoffbehälter (speziell für die Samenbildung) in Betracht kommen, sondern namentlich als Wurzelträger, zeigt schon ein einfacher Versuch. Man kann nämlich ein Dracaena- oder Cordyline-Stämmchen so abschneiden, dafs nur die Wurzeln eines Knollensprosses in der Erde vorhanden sind. Es zeigte sich, dafs diese für die Deckung des Transpirationsverlustes des Stämmchens genügen. Selbstverständlich wird bei den bedeutende Höhe erreichenden Stämmen z. B. von Cordyline ausstralis, welche einen so charakteristischen Bestandteil mancher neuseeländischer Vegetationsbilder darstellen, durch diese knolligen Wurzelträger auch eine festere Verankerung im Boden erzielt, als sie sonst möglich wäre, zumal diese Pflanzen nicht die starke Bewurzelung aus der Stammbasis besitzen wie sie bei anderen baumartigen Monokotylen, z. B. vielen Palmen, den Pandaneen u. a. auftritt. Je nach dem Verhältnis der sonstigen Bewurzelung der Pflanze kann die Bedeutung der Bewurzelung der Reservestoffbehälter natürlich eine mehr oder minder grofse Wichtigkeit für den Gesamthaushalt der Pflanze gewinnen. Die Knollen einer Anzahl von Dioscoreen und die der genannten Liliaceen aber sind gerade als Wurzelträger zweifellos für die Pflanze von besonderer Bedeutung und das mag auch, abgesehen von den morphologischen Fragen, rechtfertigen, dafs sie hier mit den Wurzelträgern der Selaginellen zusammen besprochen werden.

Für die Charakterisierung eines Organs genügt heutzutage nicht mehr seine Schilderung in formal-morphologischer Hinsicht und seine biologische Bedeutung, vielmehr ist sein Verhalten in verschiedener Beziehung auch experimentell zu prüfen.

Die Fragen, über welche ich zunächst Aufklärung zu erhalten suchte, sind folgende:

1. die Bedingungen für die Bildung der Luftknöllchen, welche bei manchen Arten auftreten;
2. die Regenerationserscheinungen.

In beiderlei Hinsicht bieten die Dioscoreen sehr geeignetes Untersuchungsmaterial dar.

1. Die Luftknöllchen

unterscheiden sich dadurch von den in der Erde wachsenden, dafs sie im Jahre ihrer Anlegung sich nicht weiter ausbilden, sondern in einen Ruhezustand übergehen. Im nächsten Jahre entwickeln sie sich gewöhnlich nicht weiter, sondern es treibt eine (oder auch mehrere)

der Knospen des Knöllchens aus, und an der Basis des neu gebildeten Sprosses entsteht eine neue Knolle. Indes kommen mancherlei Schwankungen darin vor. Ich fand die Angabe Quevas[1]) und Mifs

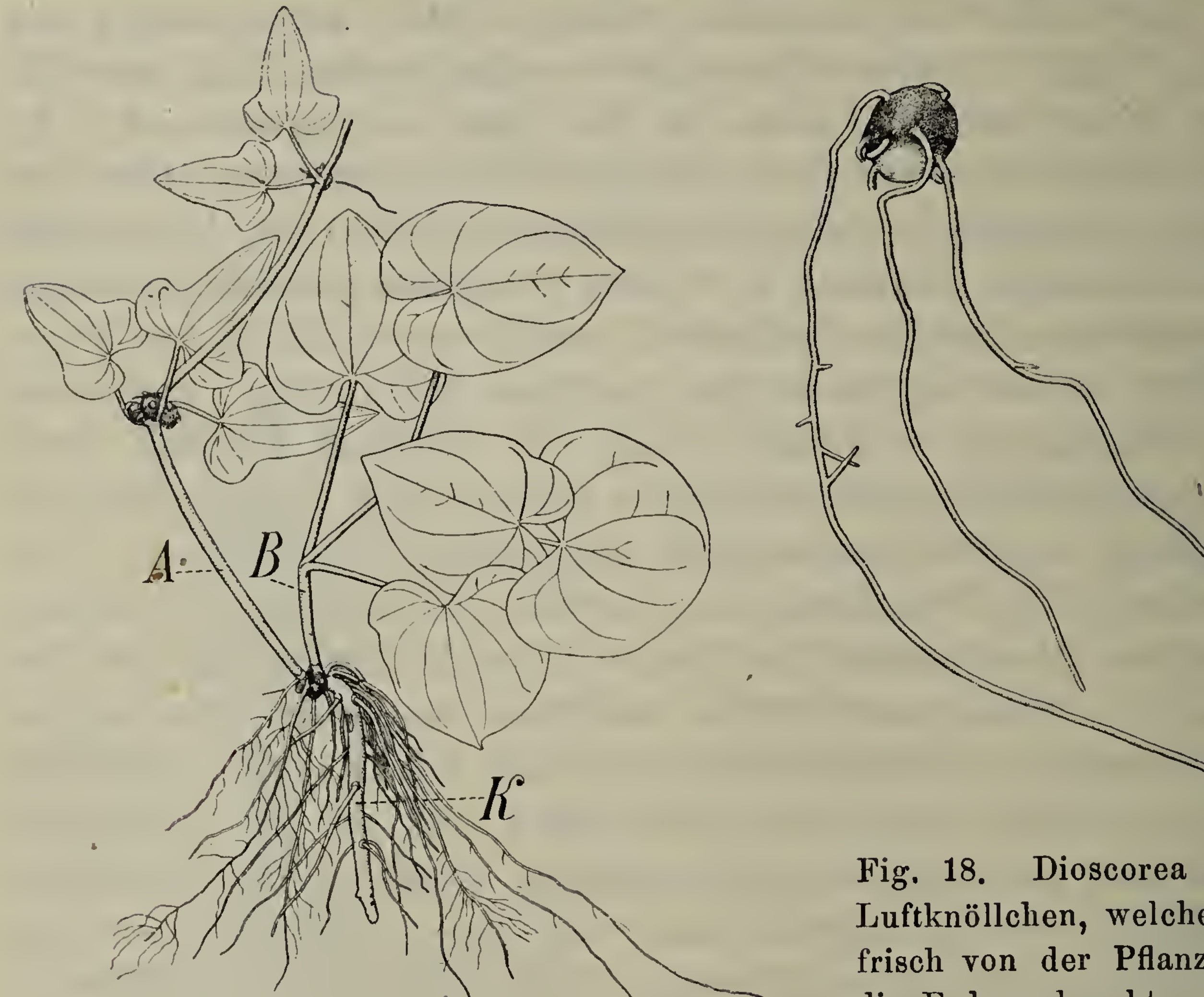


Fig. 17. Unterer Teil eines Sprofsstecklings (*A*) von Dioscorea Batatas. In den Ästen der oberen Blätter haben sich Luftknöllchen gebildet. In der Achsel des untersten Blattes (welches zugrunde gegangen ist) hat sich ein vegetativer Achselsprofs *B* ausgebildet, an seiner Basis eine Knolle *K*, aus welcher zahlreiche Wurzeln entspringen. Diese Knolle ist nichts als eine Weiterentwicklung der Luftknöllchen.

Fig. 18. Dioscorea japonica. Luftknöllchen, welches im Juli frisch von der Pflanze weg in die Erde gebracht wurde. Es hat lange Wurzeln entwickelt (während sonst die Wurzelanlagen an den Luftknöllchen in einen Ruhezustand übergehen) und ist an dem hell erscheinenden Ende eine Zeitlang weitergewachsen. Eine Entwicklung der Sprofsanlagen des Knöllchens hatte nicht stattgefunden.

Dales, dafs die Wurzelanlagen des alten Knöllchens sich nicht entwickeln, nicht bestätigt, da ich sie nicht selten im nächsten Jahre

1) a. a. O. pag. 385: „Lorsque la bulbille a été desséchée, ces racines ne se développent plus". Ebenso Mifs Dale a. a. O. pag. 496: „no use is made of the numerous well-developed roots already formed in the tuber". Es ist dabei zu beachten, dafs die Luftknöllchen der kultivierten Dioscorea-Arten von den Gärtnern ganz trocken aufbewahrt werden, was die Sprofsanlagen auch ganz gut vertragen, während die Wurzelanlagen offenbar dadurch vielfach ihre Entwicklungsfähigkeit einbüfsen. In der Natur fallen die Knöllchen auf den Boden und sind dort durch Blätter etc. viel mehr gegen starke Austrocknung geschützt.

austreiben sah; es kommt wahrscheinlich auf den Grad des Austrocknens, welchem die Knöllchen unterworfen waren, an, ob die Wurzelanlagen entwicklungsfähig bleiben oder nicht; jedenfalls ist aber das Erstere nicht selten der Fall. Nur einmal beobachtete ich (in Übereinstimmung mit einer Angabe von Mifs Dale, a. a. O. pag. 497) bei einem als von „Dioscorea divaricata" bezeichneten Luftknöllchen, dafs es nicht nur einen Sprofs mit neuer Knolle erzeugt, sondern selbst wurzelartig sich verlängert hatte, also zu einer Erdknolle weitergewachsen war. Bei Diosc. alata trat dies Auswachsen der Luftknöllchen zu „Erdknollen" sogar spontan an einer sehr feucht kultivierten Pflanze an weit über dem Boden an der Pflanze befindlichen Knöllchen ein.

Dieselbe Erscheinung läfst sich nun mit Sicherheit herbeiführen, wenn man Sprosse von Dioscorea Batatas als Stecklinge benützt[1]). Es zeigt sich dann zunächst, dafs an diesen Stecklingen die Bildungvon Luftknollen viel rascher eintritt, als an den unverletzten Sprossen. Die Knöllchenbildung trat im Juli an Sprofsstecklingen nach 14 Tagen zu einer Zeit auf, wo an den im Freien stehenden Pflanzen noch keine Spur davon zu finden war. Sie tritt bei diesen erst später ein, gegen Ende der Vegetationsperiode. Das Abschneiden der Sprosse hat eine Wachstumshemmung herbeigeführt. Dafs diese das Auftreten der Knöllchen begünstigt, zeigt sich auch daran, dafs diese auch sonst bei Gewächshauspflanzen an solchen Sprossen auftraten, welche am Ende der grofsen Wachtumsperiode angelangt waren. An Sprossen von D. Batatas, welche eben über die Erde hervorgetreten waren und dann als Stecklinge benutzt wurden, liefs sich Knollenbildung an der Basis hervorrufen, also an einer Stelle, von der normal diese nie eintrat. Die Stecklinge bewurzelten sich an der Basis, es bildete sich dann eine Erdknolle an der Basis des an den untersten Knollen entwickelten Achselsprosses. Eine Luftknöllchenbildung trat nicht auf, vielmehr trieben die oberen Achselknospen Seitensprosse. Es scheint also zur Luftknöllchenbildung eine gewisse „Reife" zu gehören.[2])

An dem basalen in der Erde steckenden Teil der Stecklinge war statt einer Luftknolle eine wurzelähnlich weiterwachsende Erdknolle aufgetreten. Wir sehen somit, dafs der Ruhezustand, in welchen die Luftknöllchen normal übergehen, ein zunächst durch äufsere Verhältnisse, speziell die Austrocknung begründeter ist, denn ein von Anfang an in feuchter Erde

1) Vgl. auch Decaisne, Flore des serres t. X pag. 8.

2) Diese dürfte namentlich durch das Vorhandensein von Baumaterialien bedingt sein.

befindliches Knöllchen wächst, wie wir sahen, sofort weiter. Auch frisch von der Pflanze weg in feuchte Erde gebrachte Knöllchen von D. japonica entwickelten grofse Wurzeln und wuchsen an dem in Fig. 18 hell erscheinenden Ende eine Zeitlang weiter; schliefslich werden sie natürlich, wie die Knollen aller Dioscoreen mit periodischer Entwicklung in einen Ruhezustand übergehen, aber die Verschiedenheit ihres Verhaltens den Erdknollen gegenüber ist offenbar durch äufsere Verhältnisse, speziell durch Austrocknung bedingt, ähnlich etwa wie die „Sklerotien"bildung eines Myxomycetenplasmodiums.

Stecklinge von Dioscoreen-Arten, welche, wie z. B. D. sinuata, keine Luftknöllchen bilden, gingen stets zugrunde, die Fähigkeit der Wurzelbildung ist bei allen Dioscoreen, von der Hauptwurzel abgesehen, hauptsächlich (aber nicht auschliefslich) auf die Knollen beschränkt, also an Stecklingen an die Fähigkeit, Luftknöllchen zu bilden, gebunden.

2. Regenerationserscheinungen.

Darüber liegen bis jetzt nur einige Angaben von Sachs[1]) vor, welcher die Knollen von D. sativa und japonica untersuchte, die er für echte Wurzeln hielt, welche später ihre Wurzelhaube verlieren. Er fand, als er diese Knollen in Stücke geschnitten und in verschiedener Lage in den Boden gebracht hatte, zu seiner Überraschung, dafs „nicht etwa wie gewöhnlich an gewissen Stellen des Mutterstücks Sprosse und an andern Wurzeln entstehen; zwar treiben die alten Stücke selbst auch neue Wurzelfäden, allein die Hauptsache ist, dafs aus gewissen Punkten der alten Knollenstücke junge Pflanzen entspringen, welche sich genau wie junge Keimpflanzen verhalten", d. h. es entsteht nach seiner Auffassung eine von vornherein aus Hauptwurzel und Hauptsprofs bestehende Knolle. In einem Zusatz bespricht er die Einwirkung der Schwere auf den Ursprungsort der neuen Sprosse an den Knollenstücken. Es ergibt sich aus seinen Versuchen, dafs die neue Pflanze stets (oder doch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle) an dem ursprünglich nach oben gekehrten Stück der Knolle entstand, was er als eine Nachwirkung der Schwere auffafst, worin ich ihm nach den unten anzuführenden Tatsachen nicht beistimmen kann. Das Verständnis der Sachs'schen Abbildungen wird dadurch erschwert, dafs in der beigegebenen Erläuterung ein Irrtum sich offenbar eingeschlichen hat. Sachs sagt: „Die Pfeile zeigen die Richtung der Schwerkraft für die betreffenden Teile

1) Stoff und Form der Pflanzenorgane. Gesammelte Abhandlungen II, pag. 1220 ff.

der Mutterknolle im vorigen Jahre.“ Dies ist aber nicht richtig. Sie zeigen vielmehr, welche Teile der betreffenden Knolle nach oben gerichtet waren, die Pfeile sind also der Richtung der Schwerkraft entgegengesetzt orientiert. In Wirklichkeit spielt nun die Schwerkraft keine irgend in Betracht kommende Rolle bei der Regeneration (wohl aber, wie gezeigt werden soll, bei der Entstehung neuer Knollen) vielmehr können wir sagen: neue Sprosse entstehen an Stücken von Dioscoreaknollen an dem Ende der Knolle, welches ursprünglich dem Sprofs zugekehrt war.



Fig. 19. Knollenstück von D. sinuata, welchem der vordere Rand und der der ursprünglichen Sprofsachse zugekehrte Teil genommen worden war. Am vorderen Rande haben sich Wurzeln, am hinteren vier Adventivsprofse entwickelt. ($^1/_3$ der nat. Gr.

Dies ergibt sich deutlich aus dem Verhalten der Knollen von D. sinuata. Diese stellen, wie oben erwähnt, flache kuchenförmige Gebilde dar, die nur auf der Unterseite in nach dem Rande fortschreitender Reihenfolge Wurzeln erzeugen. Sie sind transversal geotropisch. Pflanzt man sie umgekehrt ein, so krümmt sich der fortwachsende Rand nach unten (im ersten Jahre). Später bog er sich konvex nach unten ein und suchte so die ursprüngliche Oberseite wieder nach oben zu bringen. Eine Umkehrung der Seiten fand nicht statt. An der dem ursprünglichen Sprofs zugekehrten Seite entstehen Adventivsprosse aus dem Cambium der morphologischen Oberseite und an diesen finden sich flache neue Knollen, welche von Anfang an die normale Orientierung haben[1]), eine Orientierung, welche also bei an umgekehrt eingepflanzten Knollenstücken der der Mutterknolle entgegengesetzt ist, an nicht umgekehrten mit ihr überein-

1) Es wurde nicht festgestellt, ob — was wohl wahrscheinlich ist — diese Knollen aus der Basis der Adventivsprosse hervorgehen, wie bei der Keimung, oder auch aus dem Cambium.

stimmt. Darauf wird unten zurückzukommen sein. Die Knollenstücke, denen auch der fortwachsende äufsere Rand genommen war, gingen in meinen Versuchen meist zugrunde. Bei einigen aber wurde beobachtet, dafs aus der dem Rande zugekehrten Wundfläche, und zwar aus der Cambiumzone der Oberseite, Wurzeln entstanden waren. (Fig. 19.) Die Knolle zeigt also ihrer Längserstreckung nach eine polare Differenzierung, welche der entspricht, welche die Wurzeln bei der Regeneration zeigen. Damit ist kein Beweis für die Wurzelnatur der Knolle gegeben, vielmehr ist das Verhalten offenbar darauf zurückzuführen, dafs normal am äufseren Teile der Knolle nach dem Rande hin fortschreitend Wurzeln entstehen, also auf das physiologische Verhalten der Knolle. Gerade darin, dafs ein Organ, das morphologisch keine Wurzel ist, sich in der Regeneration mit den Wurzeln übereinstimmend verhält, liegt das grofse Interesse dieser Tatsache. Dafs bei den von Sachs untersuchten Knollen von Dioscorea Batatas und D. sativa eine Polarität, was die Wurzelbildung anbelangt, nicht hervortrat, dürfte darin beruhen, dafs er alte ausgewachsene Knollen benützte. In diesen ist die nach der Knollenspitze hin fortschreitende Wurzelbildung nicht mehr vorhanden. Eine solche aber ist nach meiner Auffassung eben erforderlich, wenn eine Polarität eintreten soll. In meinen Versuchen trat, was die Sprofserzeugung an derartigen Knollenstücken betrifft, zwar in der Mehrzahl der Fälle die von Sachs hervorgehobene Erscheinung hervor, dafs die Adventivsprosse nach dem oberen Knollstückende hin auftraten. Indes fanden sich gar nicht selten auch Fälle, in denen Adventivsprosse an andern Stellen, z. B. in der Mitte des Knollenstücks oder selbst dessen basalem Ende genähert, hervortraten.

Die Knollen von Testudinaria elephantipes (welche aufrecht stehen) wurden durch einen Querschnitt ihres oberen Teiles samt den Sprossen beraubt. Eine ging ohne Regeneration zugrunde, die zweite bildete nach längerer Zeit aus der (apikalen) Schnittfläche zwei Adventivsprosse an der Cambiumregion. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dafs die Testudinariaknollen an ihrem basalen Ende, wenn hier ein Stück abgetragen würde, Wurzeln in der Nähe der Cambiumregion, ähnlich wie D. sinuata, erzeugen würden.

Wenn man die Regenerationsfähigkeit der wurzelähnlichen Knollen von D. Batatas, japonica u. a. nicht wie dies in den Sachsschen und den oben kurz angeführten Versuchen geschah, von ausgewachsenen, in den Ruhezustand übergegangenen, sondern an noch in der Entwicklung begriffenen Knollen untersucht, ergibt sich eine

sehr bedeutende Regenerationsfähigkeit. Entfernt man den Vegetationspunkt dieser Knollen, so wird er direkt regeneriert. Die histologischen Vorgänge wurden nicht näher untersucht. Trägt man ein gröfseres Stück der Spitze ab, so erfolgt aus der Cambiumregion Regeneration, welche verschieden ausfällt, je nach der Kräftigkeit, d. h. dem Ernährungszustand der Pflanze. In Fig. 20 ist eine Knolle abgebildet, welcher an der Spitze ein Stück von 5 cm Länge genommen worden war. Es hatte sich an der Schnittfläche S eine neue Knolle gebildet, welche sich annähernd in die Verlängerung der alten Knolle ein-

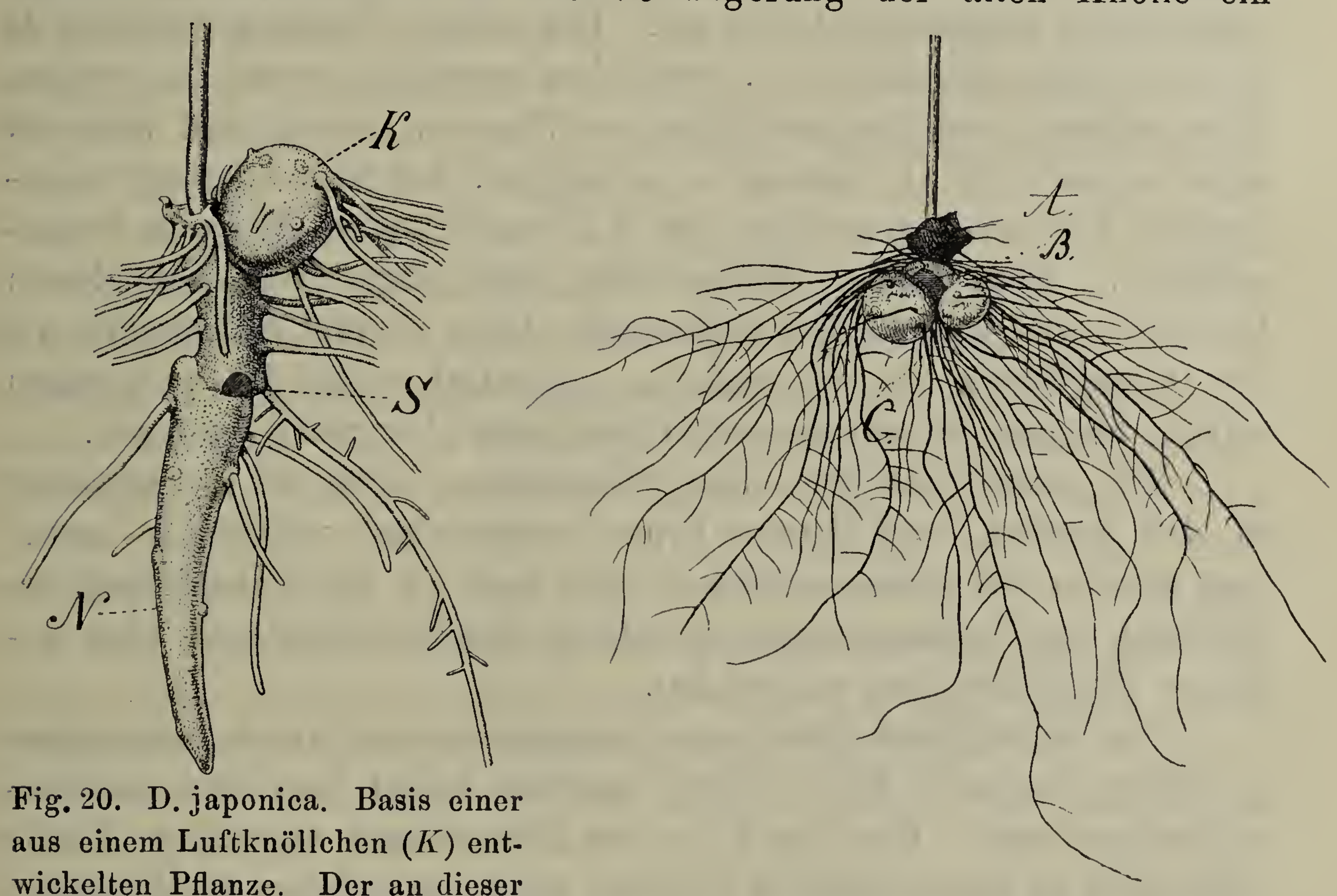


Fig. 20. D. japonica. Basis einer aus einem Luftknöllchen (K) entwickelten Pflanze. Der an dieser entstandenen Knolle wurde das Endstück in der Länge von 5 cm genommen. S ist die Schnittfläche. Es hat sich eine neue Knolle (N) entwickelt, welche annähernd in die Richtung der alten sich eingestellt hat, manchmal aber auch knieförmig von ihr abgebogen ist.

Fig. 21. D. japonica. Analoger Regenerationsversuch wie der in Fig. 20 abgebildete von dem alten Luftknöllchen, aus welchem die Pflanze entsprang. B Stummel ihrer Erdknolle ($1^1/_2$ cm lang). Es haben sich zwei kleine rundliche Knöllchen (C) als Regenerate entwickelt.

gestellt hat und so die abgetragene Spitze der Knolle ersetzt; in anderen Fällen bildet die neue Knolle, wenigstens zunächst, einen Winkel mit der alten. An schwächlicheren Pflanzen erhält man als Regenerat statt einer wurzelähnlichen cylindrischen Knolle kleine, mehr kugelige Knöllchen, wie deren in Fig. 21 zwei (bei C) vorhanden sind. Sie gleichen einigermafsen den Luftknöllchen, nur dafs sie keine

Sprofsvegetationspunkte besitzen und sind dadurch von Interesse, dafs sie aufs neue zeigen, dafs die annähernd kugeligen, nicht mit einem Vegetationspunkt versehenen Knöllchen nur Hemmungsbildungen der wurzelähnlich fortwachsenden darstellen [1]). Dafs an den amputierten Knollen auch Wurzeln entstehen, sei nur nebenbei bemerkt, da auf die Anordnung dieser Wurzeln nicht näher geachtet wurde. Niemals aber wurde beobachtet, dafs etwa eine Wurzel an einer der amputierten Knollen sich zu einer Knolle umgebildet und in die Verlängerung der Knolle gestellt hätte, wie etwa eine Nebenwurzel an einer amputierten Hauptwurzel dies tut. Ein solcher Vorgang erscheint ja an sich nicht unmöglich, da, wie oben erwähnt, normal bei einigen Dioscoreaarten die Knollenbildung an Wurzeln erfolgt, und vielleicht wäre es auch bei D. Batatas u. a. möglich, bei Verhinderung anderweitiger Knollen-Regeneration die Knollenbildung an Wurzeln herbeizuführen. Eine solche Beobachtung wäre sogar von besonderem Interesse, weil sie eine bei bestimmten Arten normal eintretende Art der Organbildung als bei anderen „potentia“ vorhanden nachweisen würde; bis jetzt ist ein derartiger Nachweis aber nicht gelungen.

Wir sehen aus dem oben Mitgeteilten, dafs die Regeneration an den Knollen vom Batatas-Typus verschieden verläuft, je nachdem man es mit ausgewachsenen oder noch in der Entwicklung begriffenen, im Zusammenhang mit einem Sprofs befindlichen oder isolierten Knollenstücken zu tun hat.

Ein abgetrenntes Stück einer ausgewachsenen Knolle regeneriert an seinem apikalen Ende nichts, sondern bildet dort nur ein Vernarbungsgewebe. Eine noch in der Entwicklung begriffene Knolle regeneriert an ihrem apikalen Ende je nach den äufseren Bedingungen und dem Entwicklungszustand eine neue, fortwachsende Knolle oder ein bis zwei bald in den Ruhezustand übergehende Knöllchen.

An sprofslosen Stücken ausgewachsener Knollen aber entstehen stets neue Sprosse, welche sofort zur Knollenbildung an ihrer Basis übergehen. Diese Tatsachen erscheinen mir von Bedeutung für die allgemeine Auffassung der Regeneration, es soll deshalb, nachdem auch bei Selaginella die Regenerationserscheinungen besprochen sind, nochmals darauf hingewiesen werden.

---

1) Inwieweit etwa die Länge des stehen gebliebenen Stummels von Einflufs ist auf die Gestalt des Regenerats wurde nicht näher untersucht; es ist aber klar, dafs eine um so gröfsere Schwächung der Pflanze eintreten mufs, je mehr von der Knolle entfernt wird, denn es kommt nicht nur der Substanzverlust an Baumaterialien, sondern auch der der aus der Knolle entspringenden Wurzeln in Betracht.

Schliefslich sei kurz besprochen die Einwirkung der Schwerkraft auf die Orientierung und Anlegung der Knollen.

Für D. sinuata wurde oben angeführt, dafs eine Umkehrung der Dorsiventralität nicht zu erreichen war, dafs aber die an der Basis von Adventivsprossen an umgekehrt gelagerten Knollen entstandenen neuen Knollen ihre beiden Seiten sofort in normaler Orientierung ausbilden. Es liegt nahe, darin eine Schwerkraftswirkung zu sehen, wenigstens wüfste ich nicht, welchen Faktor man sonst für die Orientierung der Knollen, die ja, wie wir sahen, auch transversal geotropisch sind, verantwortlich machen sollten, zumal die Knollenbildung in der Erde, also bei Lichtabschlufs vor sich ging. Eine Beeinflussung seitens der alten Knolle kommt nicht in Betracht, denn die Orientierung der neuen Knollen war ja die umgekehrte wie bei der alten, nicht, wie man, falls eine solche Beinflussung stattfände, erwarten müfste, eine mit der alten Knolle gleichsinnige. Auch andere Tatsachen sprechen für eine Beziehung der Schwerkraft für Knollenbildung. Pflanzt man Knollen von D. macroura oder einer anderen Art umgekehrt ein, so krümmt sich der aus der Knolle hervorgehende Sprofs scharf negativ geotropisch nach oben. Die neue Knolle bildete sich an seiner nach unten gekehrten Seite. Man könnte hier annehmen es sei dies darauf zurückzuführen, dafs dies die Konvexseite sei und die neue Knolle sich sehr bald zur Richtung der Schwerkraft (von der aber ihre Anlegung nicht beeinflufst wäre) in der üblichen Weise einstelle. Indes spricht für die Schwerkraftswirkung auch eine Angabe von Leclerc du Sablon. Dieser pflanzte Tamus-Knollen horizontal und beobachtete nach einiger Zeit nicht nur, wie zu erwarten war (da der positive Geotropismus der Dioscoreen-Knollen schon früher bekannt war), eine geotropische Abwärtskrümmung der fortwachsenden Knollenspitze, sondern auch die Anlegung einer neuen Knolle auf der Unterseite der alten, eine Beobachtung, welche dafür spricht, dafs wirklich die Knollenbildung auf der nach unten gekehrten Seite gefördert ist. Inwieweit das Auftreten einer solchen seitlichen Knolle etwa durch eine mit der Lagenveränderung der alten verbundene Wachstumshemmung begünstigt wird, wäre näher zu untersuchen, aber selbst wenn dadurch das Auftreten einer seitlichen Knolle begünstigt werden sollte, würde deren Lage auf der Unterseite der alten eine Erklärung fordern.

II. Die Wurzelträger von Selaginella.

Die Wurzelträger der Selaginellen sind bekanntlich Gebilde, welche man teils als Wurzeln, teils als blattlose Sprosse, teils als

Organe sui generis betrachtet hat. Was zunächst das Vorkommen dieser Organe betrifft, so haben schon Nägeli und Leitgeb angegeben, dafs sie nicht bei allen Selaginellen vorhanden seien, sie sollen z. B. bei S. laevigata und cuspidata an den unteren Gabelungsstellen des Stammes fehlen; ich selbst habe behauptet[1]), dafs S. denticulata und helvetica Wurzelträger überhaupt nicht besitzen. Diese Angaben sind aber, wie eingehendere Untersuchung mir gezeigt hat[2]), ebenso irrig als die von Wojinowic[3]), wonach S. lepidophylla keine Wurzelträger haben soll. Vielmehr sind in diesen Fällen die Wurzelträger nur verhältnismäfsig kurz. Mann kann aber deutlich sehen, dafs das hintere Ende der „Wurzeln" keine Wurzelhaare bildet und seine Epidermis von der der Wurzeln sich mehr oder minder deutlich unterscheiden läfst[4]), auch gelingt bei S. helvetica die Umwandlung der Wurzelträger in Sprosse (Fig. 22). Wie sehr die Länge der Wurzelträger variabel ist, zeigt ein einfacher Versuch. S. Martensii hat Wurzelträger von mehreren Centimetern Länge. Macht man aber sehr kleine Stecklinge und legt diese auf feuchten Torf, so kann man Wurzelträger erzielen, welche nur 1 bis 2 mm lang sind, also denen der Arten gleich kommen, denen man Wurzelträger absprach.

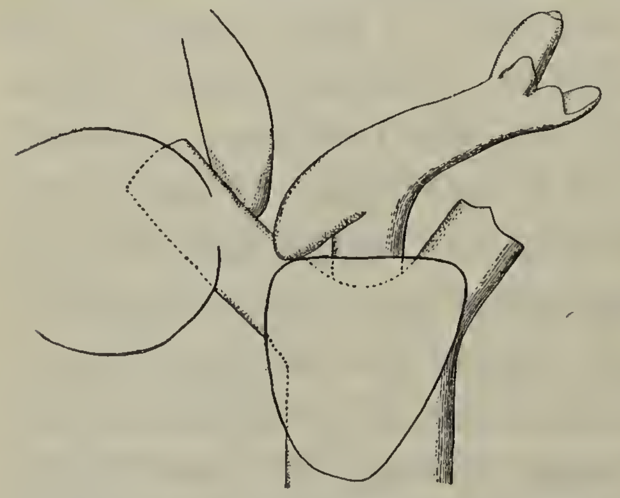


Fig. 22. Selaginella helvetica. Sprofsstück, dessen beide Gabeläste abgeschnitten wurden, von unten. Der untere Wurzelträger hat sich zu einem beblätterten Sprofs entwickelt, an dessen Basis sich (ausnahmsweise) ein sporenförmiger Auswuchs zeigt, der sich nicht weiter entwickelte.

Für die Auffassung, dafs die Wurzelträger blattlose Sprosse seien, hat man namentlich die Tatsache angeführt, dafs sie sich leicht in beblätterte Sprosse umbilden lassen, worauf zuerst Pfeffer aufmerksam gemacht hat. Auf seine Untersuchungen und die der andern

1) Vgl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane 1883 (Schenks Handbuch III, 1 pag. 343).

2) Vgl. namentlich auch Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa A. Br. Gotha 1897.

3) Wojinowic, Beitr. zur Morphologie, Anatomie und Biologie der Selaginella lepidophylla. Breslauer Inauguraldiss. 1890 pag. 21: „Wurzelträger wurden nicht beobachtet".

4) Vgl. Bruchmann a. a. O. — Wenn man Wurzelträger von Sel. Martensii mit der Spitze in Wasser tauchen läfst, sieht man die Wurzelträgerepidermis an der Ansatzstelle der Wurzeln oft manschettenartig hervorragen.

angeführten Autoren sei hier verwiesen. Es schien mir zunächst von Interesse, hervorzuheben, dafs es eine Selaginellaart gibt, die an bestimmten Stellen regelmäfsig ohne äufseren Eingriff statt eines Wurzelträgers einen Sprofs hervorbringt.

Es ist dies Sel. grandis, eine aus Borneo stammende, in botanischen Gärten vielfach kultivierte Art. Die Pflanze besitzt ein auf bzw. in dem Boden kriechendes, ziemlich starkes und derbes Rhizom; Wurzelträger entstehen an diesem auf der Unterseite an den Gabelungsstellen, aber vielfach bleibt einer der Gabeläste zurück, so dafs die Wurzelträger scheinbar seitlich am Rhizom ihren Ursprung nehmen.



Fig. 23. Habitusbild eines Sprofsstückes von Selaginella grandis. Zweimal vergr. *M* die „Mittelsprosse“ (an Stelle je eines der Sprofsunterseite angehörigen Wurzelträgers stehend).

Nach einiger Zeit erheben sich die Rhizomäste über den Boden und bilden die der Assimilation (und später der Sporenbildung) vorzugsweise dienenden Sprofssysteme, die eine bedeutende Mächtigkeit erreichen und keine Wurzelträger mehr bilden. Untersucht man aber die Stellen, wo die letzteren sonst sich bilden, genauer, so findet man

an den ersten Gabelstellen der Assimilationssprofssysteme einen weifslichen Fleck. Hier liegt in einer kleinen Vertiefung eine kaum über die Oberfläche vorspringende Gruppe meristematischer Zellen, zu der auch ein Gewebestrang, der aber keine Tracheiden enthält, sich von der Gabelstelle hinzieht. Weiter oben stehen an denselben Stellen andere Gebilde. Die über die Erde sich erhebenden Sprofssysteme, welche auch die Blüten an ihren Enden erzeugen, sind flach fächerförmig ausgebreitet und von begrenztem Wachstum. Betrachtet man die Gabelungsstellen [1]) der Sprosse genauer, so sieht man in den Gabeln Sprosse (Fig. 23, 24), welche durch ihre von der der übrigen abweichende Gestalt und dadurch ausgezeichnet sind, dafs sie klein bleiben und sich normal an den festsitzenden Sprossen nicht weiter entwickeln, trotzdem aber ihre Entwicklungsfähigkeit beibehalten.[2]) Am längsten werden sie nach den Sprofsenden zu. Zwischen den Blüten finden sich bis 4 mm lange „Mittelsprosse“ wie sie genannt sein mögen; sie gleichen den Blüten auch in ihrer Beblätterung (Fig. 25), nur dafs diese keine ganz so dichte ist, wie bei den letzteren. Die Mittelsprosse stehen in der Gabel der Unterseite des Sprofssystems genähert, ziemlich genau vor dem Blatte, das in der Mitte zwischen den zwei Gabelzweigen steht. Die in den Mittelsprofs eintretende Stele vereinigt sich im Gabelungswinkel der in die beiden Zweige tretenden Stelen. Doch läfst sich manchmal wahrnehmen, dafs sie mehr der des einen Zweiges genähert ist.



Fig. 24. Sprofsstück von Sel. grandis mit Mittelsprofs. Viermal vergr.

1) Die Frage, ob echte Gabelung oder monopodiale Verzweigung vorliegt, kann hier aufser Betracht bleiben.

2) Weder in der Originalbeschreibung von Moore (Gardeners Chronicle, 1882, II pag. 40), noch sonst habe ich diese Sprosse erwähnt gefunden. Beiläufig sei bemerkt, dafs Moore eine Makrospore abbildet, diese also nicht (wie in den „Nat. Pflanzenfamilien“ angenommen wird) unbekannt ist.

Diese Sprosse zeichnen sich durch weniger dunkles Grün und, wie schon erwähnt, durch ihre Beblätterung aus. Die sonst bei S. grandis stark hervortretende Anisophyllie ist fast ganz verschwunden und die zweizähligen Blattwirtel kreuzen sich unter einem fast rechtem Winkel (Fig. 25), wodurch etwa die oben erwähnte Annäherung an die Gestaltung der Blüten zustande kommt. Die Mittelsprosse sind häufig verzweigt, zuweilen tritt die Verzweigung schon vor der Blattbildung in dem untern stielartigen Teile ein.

Diese „Mittelsprosse“, welche sich in von unten nach oben zunehmender Kräftigkeit an den oberirdischen Sprofssystemen ausbilden, stehen wie ohne weiteres ersichtlich ist, an Stelle der Wurzelträger. Wir sehen, dafs zwischen der Sprofsregion, an welcher die Wurzeln, und der, an welcher die Mittelsprosse stehen, eine sozusagen neutrale Region eingeschaltet ist, in welcher sich an der Stelle dieser Organe nur ein ruhender Vegetationspunkt befindet.

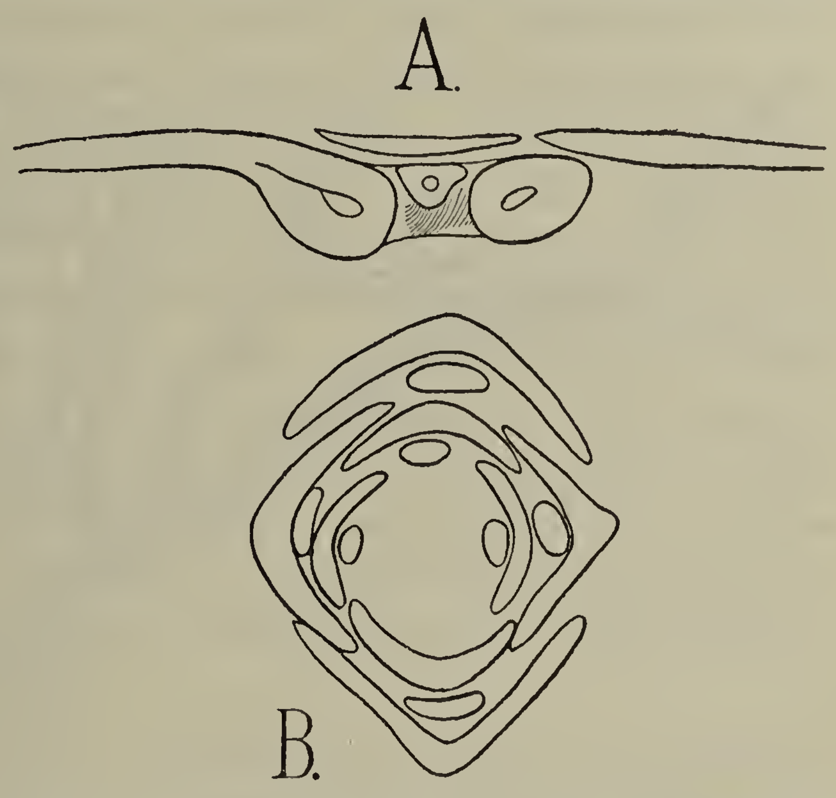


Fig. 25. *A* Querschnitt durch eine Sprofsgabel von Selaginella grandis (die untere Seite ist in der Figur nach oben gerichtet). In der Achsel des vor der Gabel stehenden Blattes die quergetroffene Basis eines Mittelsprosses. *B* Querschnitt durch die Knospe eines Mittelsprosses (der innere Teil nicht gezeichnet).

Das regelmäfsige Auftreten von Sprossen an Stelle der Wurzeln ist meines Wissens bis jetzt bei keiner anderen Selaginella beobachtet worden. Pfeffer[1]) erwähnt, dafs er in manchen Dichotomiewinkeln von Sel. inaequalifolia aus dem Bonner Garten kleine beblätterte Sprosse fand, welche die Stelle von Wurzelträgern einnahmen. Diese Sprosse verhielten sich nach der Bildung von ein oder zwei abnormen Blättern in ihrer Blattbildung den Zweigen gleich, also anders als die von S. grandis. Auch bei S. Martensii und S. laevigata kommen gelegentlich solche Sprosse

1) Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella, in Hanstein, Bot. Abh. I 4, Bonn 1871. — Behrens, Über Regeneration bei den Selaginellen. Flora, 84. Bd. (Ergänzgsbd. z. Jahrg. 1897) pag. 159 ff.

vor[1]), indes stellen sie in allen diesen Fällen doch nur ausnahmsweise auftretende Umbildungen der Wurzelträger dar, während sie bei S. grandis nicht nur an den Exemplaren des Münchener botanischen Gartens, sondern auch an andern beobachteten stets sich fanden.

Die biologische Bedeutung dieser Sprosse war mir zunächst unklar. Anfangs dachte ich, sie seien vielleicht Brutknospen, welche sich ablösen, und so der ungeschlechtlichen Vermehrung dienen könnten,

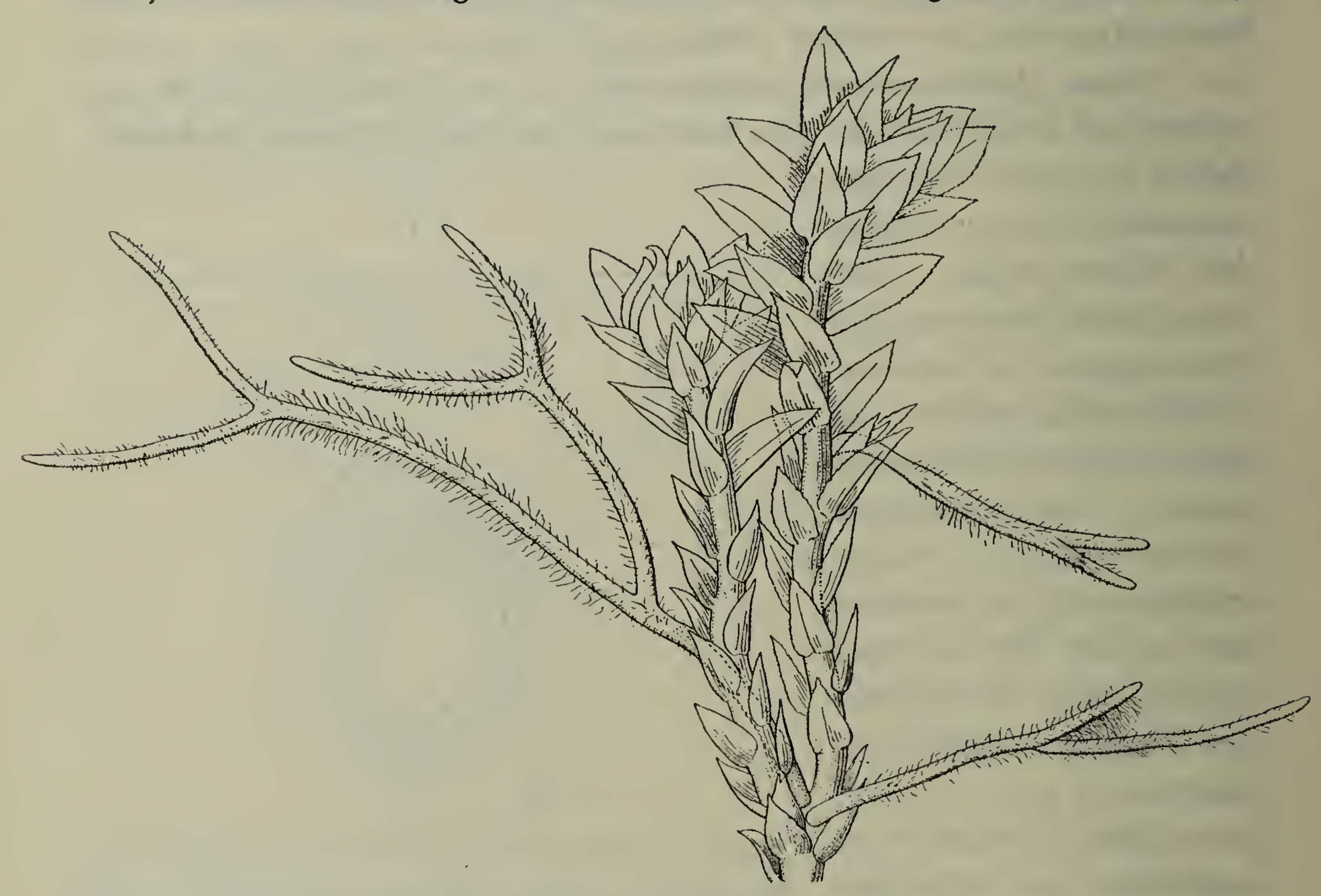


Fig. 26. Selaginella grandis. Mittelsprofs, welcher sich an einem als Steckling behandelten Sprofsstück (dessen Astenden abgeschnitten waren) entwickelt hat; etwa 7fach vergr. Die Isophyllie geht allmählich in Anisophyllie über. An der unteren Gabel haben sich zwei Wurzelträger entwickelt. An dem Gabelast rechts ist ein Sprofs zurückgeblieben, so dafs scheinbar der Wurzelträger seitlich entspringt.

etwa vergleichbar den Brutknospen, wie sie bei einigen Lycopodium-Arten, z. B. Lyc. Selago, bekannt sind. Eine Ablösung der Mittelsprosse habe ich aber nie beobachten können. Allerdings aber stellen sie „Organreserven“ dar. Wenn man ein Sprofsstück von S. grandis,

1) Ich beobachtete sie auch bei S. Willdenowii u. a., so dafs die Fähigkeit „spontaner“ Sprofsbildung aus Wurzelträgeranlagen bei Selaginellen wohl als eine weit verbreitete angesehen werden darf. Neuerdings gibt Gibson auch von S. Lobbii an, dafs „frequently, at all events in the material I possess, the upper papilla is replaced by a leafy branch“. (Annals of botany vol. XVI pag. 455.)

das einen Mittelsprofs enthält, abschneidet und warm und feucht hält, so tritt bald eine Weiterentwicklung des letzteren ein; er entwickelt sich zu einem anisophyllen Trieb und bewurzelt sich, die Wurzelträger treten ganz an den gewönlichen Stellen, oben und unten an der Gabel, auf, während an anderen Stellen eine Wurzelbildung niemals eintrat. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dafs auch in der freien Natur die über den Boden sich erhebenden Sprofssysteme begrenzten Wachstums leicht ganz oder teilweise abbrechen oder durch Regen, Belastung mit abgefallenen Blättern u. dergl. auf den Boden zu liegen kommen. Dann kann von den Mittelsprossen eine neue Entwicklung ausgehen und so eine ungeschlechtliche Vermehrung der Pflanze eintreten, während eine Bewurzelung der älteren als Stecklinge benutzten Sprofsteile nicht beobachtet wurde. Ein Austreiben der Mittelsprosse läfst sich auch an nicht abgeschnittenen Sprofssystemen herbeiführen, wenn an im Wachstum begriffenen Pflanzen die Zweigspitzen oberhalb der Mittelsprosse entfernt werden. Die letzteren entwickeln sich dann, bilden aber keine Wurzeln, ein Umstand, der entweder auf dem Zusammenhang mit dem bewurzelten Teile der Pflanze beruhen kann[1]), oder darauf, dafs die Bildung der Wurzelträger durch Feuchtigkeit und Dunkelheit bei den Stecklingen begünstigt wird, während an oberirdischen Sprofssystemen der Mangel dieser Bedingungen das Unterbleiben der Wurzelträgerbildung veranlassen könnte.

Sel. grandis gehört zu den Selaginellen, welche Wurzelträger nur an der Basis der sich über dem Boden erhebenden assimilierenden Sprofssysteme bilden, während bei S. Martensii u. a. auch an den letzteren Wurzelträger auftreten; derartige Formen verhalten sich dann ähnlich wie die kriechenden (S. helvetica, serpens u. a.). Es fragte sich zunächst, ob die oberirdischen Sprofsteile der erstgenannten Selaginellen die Fähigkeit, Wurzelträger zu bilden, verloren haben oder nicht. Es lag nahe anzunehmen, dafs die Wurzelträgerbildung von äufseren Verhältnissen, speziell dem Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung, abhängig sei, ähnlich wie dies ja von der Entwicklung der Wurzeln an den Wurzelträgern bekannt ist. Diese erfolgt gewöhnlich erst, wenn die Wurzelträger in den Boden eingedrungen sind, bei sehr feucht gehaltenen Pflanzen aber auch in freier Luft. Dafs in der Tat die Bildung der Wurzelträger von äufseren Verhältnissen

1) Vgl. die analogen Verhälnisse bei Bryophyllum, Goebel, Über Regeneration bei Pflanzen (Biol. Centralbl. Bd. 24 pag. 421), sowie das oben pag. 194 von Dioscorea Angeführte.

beeinflufst wird, zeigt die Tatsache, dafs sie bei S. Martensii an feuchten Standorten viel ausgiebiger ist als an trockenen. Aber die einzelnen Arten verhalten sich verschieden, wie schon daraus hervorgeht, dafs neben einander in demselben Gewächshaus stehende, also denselben äufseren Bedingungen ausgesetzte Arten Sprofssysteme mit oder ohne Wurzelträger (im oberen Teile) aufwiesen. Dafs die Wurzelbildung an den Wurzelträgern von Selaginella durch die Feuchtigkeit des Mediums hervorgerufen wird, geht schon aus den Angaben von Sachs, Pfeffer und Treub hervor, die von Sarauw[1]) ausführlich bestätigt wurden.

Sel. pulcherrima, welche zu den Formen gehört, welche an den Assimilationssprossen keine Wurzelträger bilden (solche finden sich nur an dem kriechenden Rhizom) wurde im Warmhaus im „Schwitzkasten" kultiviert, wo die Sprosse beständig von Feuchtigkeit trieften. Trotzdem die Sprosse hier (und zwar etwas etioliert) weiterwuchsen, war selbst nach Wochen Wurzelträgerbildung nicht zu erzielen und dies auch dann nicht, wenn die Sprosse auf feucht gehaltene Torfstücke aufgebunden wurden. Wohl aber trat diese ein, wenn die Sprosse abgeschnitten und auf feuchte Erde oder Torfstücke gelegt wurden, aber nur an den jugendlichen, neu zuwachsenden Teilen, die älteren haben die Fähigkeit der Wurzelbildung verloren. Es wurden nicht nur Sprofsstücke isoliert und auf Torf gelegt, sondern an einer Pflanze, deren Sprofsenden im „Schwitzkasten" auf Torf gebunden worden waren, bei einigen die Verbindung mit dem Hauptsprofs durch einen Querschnitt aufgehoben. Diese brachten nach einiger Zeit Wurzelträger hervor, die anderen nicht.[2]) Man könnte annehmen, dafs die abgeschnittenen Sprofsenden insofern anderen äufseren Bedingungen ausgesetzt gewesen seien, als sie durch die Schnittfläche hätten Wasser aufnehmen können, und so eine reichere Wasserzufuhr stattgefunden habe, so dafs also die äufseren Bedingungen zwischen abgeschnittenen und nicht abgeschnittenen Sprofsenden verschieden gewesen seien. Indes ergibt sich die Unwahrscheinlichkeit dieser Annahme schon aus den ganzen Versuchsbedingungen. Die, wie erwähnt, etwas etiolierten, übrigens aber mit tiefgrünen Blättern versehenen, in dem feuchten Raume entwickelten

---

1) G. F. L. Sarauw, Versuche über die Verzweigungsbedingungen der Stützwurzeln von Selaginella. Ber. der d. bot. Ges. IX (1891) pag. (51)ff. Daselbst auch weitere Literatur.

2) Nach monatelanger Kultur unter diesen Bedingungen traten auch an den nicht abgetrennten Sprossen einige Wurzelträger auf. (Nachtr. Anm.)

Sprofsenden können Wasser offenbar auch durch ihre Oberfläche aufnehmen, da sie sich wochenlang frisch erhalten und für die Neubildungen Wasser verbrauchen. Ich habe keinen Zweifel, dafs die Erscheinungen dieselben sein würden, wenn man die Schnittfläche sofort verschliefsen würde; zudem trieben auch solche abgeschnittene Sprofsenden Wurzelträger, deren Schnittfläche nicht dem Torfe auflag, sondern frei in die Luft ragte.

Wir sehen also, dafs an allen Sprossen dieser Selaginellen die Bildung von Wurzelträgern eintreten kann, die an den oberirdischen Assimilations-Sprofssystemen aber latent bleibt und bald verloren geht. Eine Abtrennung des Sprosses aber genügt (wenn die notwendigen äufseren Bedingungen vorhanden sind), um die Entwicklung der Wurzelträger anzuregen. Wir sahen deutlich, dafs zur Bildung der Wurzelträger die äufseren Bedingungen nicht genügen, erst wenn die „inneren" Bedingungen in den Sprossen sich ändern, wird die Reaktionsfähigkeit eine andere. Gewifs wird es möglich sein, diese Änderung der inneren Bedingungen auch auf anderem Wege als den des Abschneidens herbeizuführen[1]; es würde dies von besonderem Interesse sein, weil wir dadurch vielleicht einen Einblick in die Ursachen der Verschiedenheit in der Wurzelträgerbildung zwischen den verschiedenen Selaginella-Arten erhalten würden, einstweilen aber müssen wir uns mit den oben mitgeteilten Tatsachen begnügen, die sich auch so aussprechen lassen, dafs bei einer Anzahl Selaginellen die oberirdischen Sprosse die Fähigkeit, Wurzelträger selbst unter günstigen äufseren Bedingungen dann nicht haben, wenn sie in Verbindung mit den bewurzelten unteren Teilen sind. Dafs trotzdem die Möglichkeit, Wurzelträger zu bilden, latent vorhanden ist, könnte man zu der Annahme benützen, dafs die Formen, die an ihren oberirdischen Teilen keine Wurzelträger haben, von solchen abstammen, welche diese Organe auch an den Assimilationssprossen besitzen.

Es fragt sich nun zunächst, ob das regelmäfsige Vorkommen beblätterter Sprosse an Stelle von Wurzelträgern einen Grund dafür bieten kann, die letzteren phylogenetisch als blattlos gewordene Sprosse zu betrachten. Meiner Ansicht nach ist dies nicht der Fall; die Mittelsprosse von S. grandis betrachte ich nicht als Urform der Wurzelträger. Wären Sie dies, so müfste man erwarten, dafs sie namentlich in den Jugendstadien der Pflanze auftreten und irgendwelche Übergänge zu den Wurzelträgern darbieten, etwa noch Blätter besitzen, aber an ihrer Spitze direkt Wurzeln erzeugen. Beides ist

1) Vgl. die Anm. 2 auf voriger Seite.

nicht der Fall. Zwar lagen mir Keimpflanzen von S. grandis nicht vor, aber es ist mit grofser Wahrscheinlichkeit zu sagen, dafs sie von den Keimpflanzen anderer Selaginellen nicht abweichen werden, bei diesen aber treten die Wurzelträger in derselben Gestalt wie später auf und die Mittelsprosse stellen keine Mittelformen zwischen Wurzelträgern und gewöhnlichen Selaginellasprossen vor, sie sind gewöhnliche, nur einem eigentümlichen Ruhezustand angepafste Sprosse, welche selbst wieder Wurzelträger bilden. Wir sehen also nur, dafs hier eine Entwicklung der Wurzelträger eintritt, welche sonst nur unter bestimmten nicht immer vorhandenen Bedingungen vor sich geht. Die Möglichkeit, dafs die Wurzelträger leicht in Sprosse übergehen, ist kein Beweis dafür, dafs sie phylogenetisch von solchen abzuleiten sind, wohl aber dafür, dafs sie allerdings in ihrem inneren

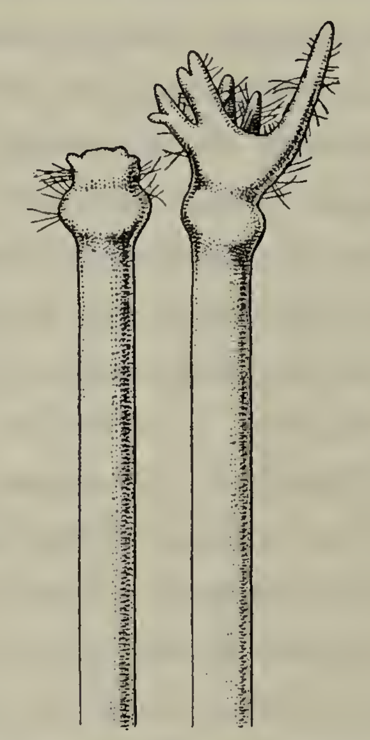


Fig. 27. Regeneration von Wurzeln an der Spitze von Wurzelträgern von Selaginella Martensii. Links jünger, rechts älter.



Fig. 28. Schnitt durch das Ende eines Wurzelträgers, welchem 1 cm (von der Spitze ab) genommen worden war. Es hat sich seitlich an dem Centralcylinder *C* links eine Wurzel gebildet, welche unterhalb des Rindengewebes hervorwächst, in anderen Fällen dieses sprengt.

Aufbau Sprossen sehr nahe stehen. Die Möglichkeit, die Wurzelträger zu Sprossen umzubilden, habe ich früher (Vergl. Entwicklungsgesch. 1883) auf eine „erhöhte Zufuhr plastischer Substanzen" zurückgeführt, wie sie z. B. eintritt, wenn die Sprofsenden oberhalb der Wurzelträgeranlagen entfernt werden. Damit scheint mir übereinzustimmen, dafs diese Umbildung normal eintritt bei einer Selaginella-Art, welche durch die besonders stattliche Entwicklung ihrer Assimilationsorgane bezüglich der Produktion plastischer Substanzen sehr leistungsfähig ist; auch stimmt damit überein, dafs die Mittelsprosse von S. grandis im oberen Teil der Sprofssysteme auftreten.

Die Wurzelträger der Selaginellen sind nun sehr geeignete Objekte zur Untersuchung der Regenerationserscheinungen.[1])

Entfernt man die Spitze eines Wurzelträgers, an welchem die Wurzeln noch nicht hervorgetreten sind, durch einen Querschnitt, so tritt nach einiger Zeit eine Anschwellung des Endes ein und es bilden sich an dieser Anschwellung mit Wurzelhaaren versehene Wurzeln (Fig. 27). Wurzelhaare treten auch an der apikalen Anschwellung selbst auf und auch unterhalb dieser an der Oberfläche des Wurzelträgers, dessen Epidermis normal keine Wurzelhaare bildet.

Es wurde zunächst nur ein kleines Stück der Spitze entfernt, da nach den Erfahrungen an Wurzeln nicht wahrscheinlich schien, dafs nach Entfernung eines gröfseren Stückes Regeneration auftreten werde. Aber selbst wenn 2, selbst 4 mm der Spitze entfernt wurden, trat Regeneration ein, allerdings langsamer als wenn nur die Apikalregion entfernt wurde. Bei diesen Wurzelträgern waren an der Schnittfläche schon Tracheiden ausgebildet. Wenn 1 cm entfernt wurde, trat Regeneration erst nach vier Wochen, meist aber noch später ein. Es bildete sich dann in mehreren Fällen hinter der Schnittfläche eine Wurzel, welche das Rindengewebe in einem Längsspalt sprengte oder am Ende der Schnittfläche aus dem sie manschettenförmig umgebenden Rindengewebe hervortrat (Fig. 28). Es darf wohl angenommen werden, dafs in diesen Fällen das Rindengewebe an der Schnittfläche durch die Verletzung beschädigt oder abgestorben war und deshalb die Regeneration erst weiter hinten erfolgte. Die histologischen Vorgänge wurden nicht im einzelnen untersucht (sie mögen je nach der Länge des abgetragenen Stückes etwas verschieden sein), aber festgestellt, dafs Zellteilungen an dem verletzten Ende sowohl im Centralcylinder als namentlich in dem ihn umgebenden Rindengewebe auftreten. Es bildet sich ein Callus, an dessen Bildung die Zellen um so weniger beteiligt sind, je weiter sie vom Centralcylinder entfernt sind. In diesem Callus entstehen nahe der Oberfläche ein oder mehrere Wurzelvegetationspunkte. Der hinter diesen Vegetationspunkten gelgene Teil des Callus wird mit zur Bildung des Wurzelkörpers herangezogen. Dieser erhält demzufolge in seinem hinteren Teile eine Epidermis, die offenbar aus Zellen verschiedener

1) Aus brieflichen Mitteilungen des Herrn Prof. Bruchmann in Gotha erfuhr ich vor kurzem, dafs auch er sich seit längerer Zeit mit dem Studium der Regenerationserscheinungen bei Selaginellen beschäftigt hatte. Ich schlug ihm deshalb vor, unsere Arbeiten, die beide der Hauptsache nach schon abgeschlossen waren, gleichzeitig zu veröffentlichen und verweise auf die in diesem Hefte gedruckte Abhandlung Bruchmanns.

Abstammung aufgebaut ist. Die Wurzeln, welche sich teilweise frühzeitig gabeln, erhalten einen Centralcylinder, welcher mit dem des Wurzelträgers in Verbindung tritt (Fig. 29).

Es zeigte sich also, dafs bei der Regeneration nur Wurzeln auftreten, nicht etwa neue Wurzelträger oder gar Sprosse. Der Versuch, eingewurzelte abgeschnittene Wurzelträger an ihrem basalen Ende zur Sprofsbildung zu bringen, ist bis jetzt nicht gelungen. Von der Regeneration der Wurzeln unterscheidet sich die der Wurzelträger aber sehr beträchtlich schon durch die bedeutende Länge des Stückes, welches entfernt werden kann, ohne dafs Regeneration unter-

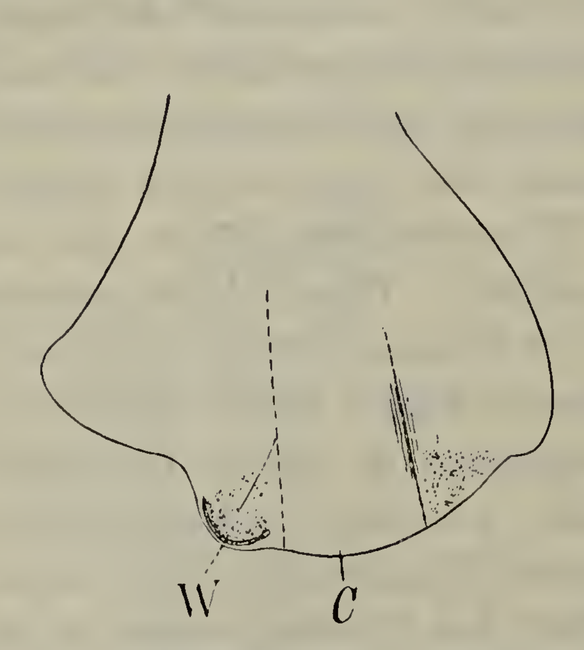


Fig. 29. Längsschnitt durch das Ende eines amputierten Wurzelträgers von Sel. Martensii. *C* Centralcylinder. Die Bildung neuer Zellen ist eine besonders intensive an der Aufsenseite des Centralcylinders (an den punktierten Stellen); bei *W* ist eine Wurzelanlage getroffen, welche einen Centralstrang ausgebildet hat, der sich seitlich an den des Wurzelträgers ansetzt.



Fig. 30. Selaginella Martensii. Sprofssteckling (etwa 6mal vergr.), welcher an der basalen Schnittfläche Wurzeln entwickelt hat.

bleibt. Einige Wurzeln von Selaginella, denen ich 1 mm der Spitze nahm, zeigten keine Regeneration derselben; vielleicht wäre bei Abtragung eines kürzeren Stückes Regeneration zu erzielen; mir kam es nur darauf an, festzustellen, ob Wurzelträger und Wurzeln sich bei der Regeneration verschieden verhalten, und das ist sicher der Fall. Es fragte sich nun, wie die Sprosse sich bei der Regeneration verhalten. Bis jetzt hat man wohl allgemein angenommen, dafs die Selaginellasprosse, welche Wurzelträger besitzen, das Vermögen, an anderen Stellen Wurzeln zu bilden, nicht besitzen, und wenn man

ältere Sprofsstücke als Stecklinge benützt, wird man in ihrem Verhalten einen Beweis für diese Auffassung finden. Aber trotzdem ist sie nicht haltbar, denn Sprofsenden von S. Martensii, welche als Stecklinge benutzt wurden, liefsen an ihrem basalen Ende vielfach Adventivwurzeln hervortreten (Fig. 30).[1]) Offenbar geschieht dies namentlich dann, wenn die Wurzelträgeranlagen noch zu unentwickelt waren, um rasch zur Wurzelbildung schreiten zu können; wo Wurzelträger sich entwickeln, unterbleibt gewöhnlich (aber nicht immer) die Wurzelbildung an der Schnittfläche. Übrigens fand selbst an 5 cm langen Stecklingen zuweilen noch Wurzelbildung an der Basis statt.

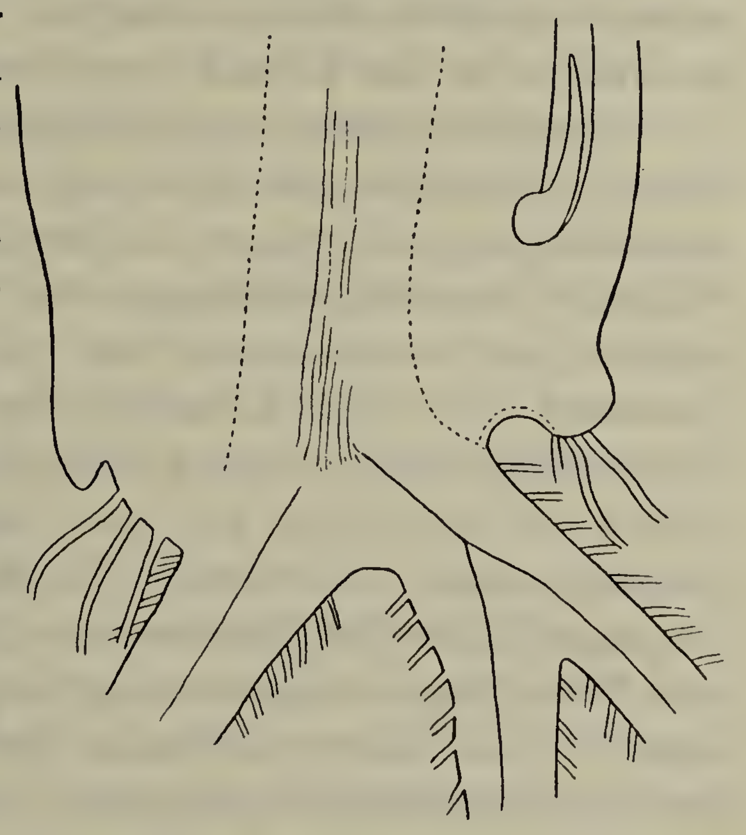


Fig. 31. Selaginella Martensii. Längsschnitt durch die Basis eines bewurzelten Stecklings. „Wurzelhaare" haben sich aus dem Callus und an der Aufsenfläche der Stecklingsbasis entwickelt; zwei Wurzeln sind getroffen.

Der Callus, welcher die Wurzelbildung vorausgeht, geht aus der Peripherie des Centralcylinders hervor. Das Rindengewebe hat in den beblätterten Sprofsachsen, in welchen die Gewebedifferenzierung ja viel rascher fortschreitet, als in den Wurzelträgern offenbar seine Entwicklungsfähigkeit früher verloren. An der Wundfläche resp. dem Callus können Wurzelhaare entstehen, ja solche traten zuweilen auch auf auf der Aufsenfläche der ursprünglichen Sprofsachse, ganz ähnlich wie dies für die Regeneration der Wurzelträger oben geschildert wurde. Wir können wohl annehmen, dafs zur Bildung der Wurzelhaare einerseits bestimmte äufsere Bedingungen, andererseits eine bestimmte „innere"

1) Es scheint dies bis jetzt nicht bekannt gewesen zu sein. Beijerinck (Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln, veröffentlicht durch die Kgl. Akademie der Wissenschaften zu Amsterdam pag. 56), welcher die Pfeffer'sche Beobachtung der Umbildung der Wurzelträger in Sprosse wiederholt hat, sagt ausdrücklich: „Andere adventive Sprossungen wie diese aus Wurzelgebilden entstandenen habe ich bei Selaginella nicht bemerkt und ich bin überzeugt, dafs die vegetative Vermehrung dieser Pflanzen ausschliefslich und immer auf der hier beschriebenen Umwandlung beruht". Diese Ansicht ist nicht mehr haltbar, man kann, wie oben gezeigt, Selaginella auch durch echte Stecklinge vermehren.

Beschaffenheit der oberflächlich gelegenen Zellen gehört, namentlich auch eine bestimmte Beschaffenheit der Zellmembran, welche wachstumsfähig sein mufs. Die Zellvermehrung, welche infolge der Verwundung vor sich geht, führt nun offenbar auch in den der Wundstelle benachbarten Epidermiszellen der Sprofsachse zuweilen die Veränderung herbei, welche für den genannten Vorgang notwendig ist. Man könnte sich ihn ganz mechanisch als ein durch Dehnung herbeigeführtes Dünnerwerden der äufseren Zellmembranen darstellen, indes ist es selbstverständlich durchaus fraglich, ob eine solche Vorstellung zutrifft. Jedenfalls ist die Tatsache von Interesse, dafs Sprofsachsen, welche — so weit wir wissen — bei Selaginella Martensii normal nie „Wurzelhaare“ bilden, dies als Stecklinge tun können; eigentümliche Zellenwucherungen, die man an der Stecklingsbasis zuweilen antrifft, stellen vielleicht Hemmungsbildungen dar. Als Korrelat der Wurzelbildung könnte man voraussetzen, dafs die Selaginellasprosse am entgegengesetzten Pole auch Adventivsprosse entwickeln könnten. Es ist mir aber nicht gelungen, dies zu beobachten. Wo Sprosse sich entwickelten, liefsen sie sich stets als aus Umbildung von Wurzelträgeranlagen hervorgegangen nachweisen. Die Möglichkeit einer Sprofsregeneration an jugendlichen Selaginellasprossen, bei denen die Weiterentwicklung von Wurzelträgeranlagen unmöglich gemacht wird, bleibt aber immerhin bestehen; die bisher unbekannt gebliebene, durch die Wurzelbildung in den Wurzelträgern korrelativ verhinderte Wurzelbildung an den Selaginellasprofsachsen mahnt zur Vorsicht hinsichtlich der Beurteilung.

Wir sehen also, dafs sich Wurzelträger und Sprosse insofern bei der Regeneration gleich verhalten, als sie beide dabei Wurzeln direkt, ohne Vermittlung von Wurzelträgern bilden; dafs dies bei den letzteren an der Spitze, bei den ersteren an der Basis erfolgt, hängt zweifelsohne damit zusammen, dafs bei den Wurzelträgern normal an der Spitze Wurzeln angelegt werden, während die Sprosse das Wurzelsystem an ihrer Basis haben. Die Wurzelträger bieten ein lehrreiches Beispiel von im Verlauf der Entwicklung erfolgender Induktion. So lange sie noch keine Wurzeln angelegt haben, lassen sie sich leicht in Sprosse umbilden. Ist die Wurzelbildung aber einmal eingetreten, so regeneriert der Wurzelträger, auch wenn die Wurzelanlagen entfernt werden, immer nur Wurzeln. Es wurden bei einer Anzahl von Sprossen die Sprofsenden und die Wurzelträgerenden entfernt, um zu sehen, ob die letzteren nicht nach Entfernung der Wurzelanlagen zur Sprofsbildung veranlafst werden könnten; das Resultat war aber ein negatives, d. h. die Wurzelträger regenerierten wie sonst Wurzeln, die

sonst nicht zur Entwicklung gelangenden Wurzelträger (welche nicht verletzt worden waren) bildeten Sprosse.

Was nun die morphologische Bedeutung der Wurzelträger anbelangt, so erscheint es mir zweifellos, dafs keiner der Gründe, welcher für die Sprofs- oder für die Wurzelnatur angeführt wurden, ausschlaggebend ist. Betrachtet man die Wurzelträger als Auswüchse der Sprofsachse, welche die Wurzelanlagen hervorbringen, so ist auch ihre anatomische Struktur, welche man für die Wurzelnatur angeführt hat, leicht verständlich; es setzt sich eben der Wurzelbau wie auch sonst ein Stück weit in die Sprofsachse fort. Hier hat sich dieser Teil der Sprofsachse schon frühzeitig stark gestreckt, eine Erscheinung, deren biologische Bedeutung ja eben so einleuchtend ist, wie etwa die analoge Bildung der „Pseudopedien" einiger Moose. Meine Auffassung der Wurzelträger schliefst sich also an an die Bruchmanns[1]. Obwohl also die Wurzelträger phylogenetisch nicht als blattlos gewordene Sprosse aufgefafst werden, stehen sie doch, ebenso wie die Knollen der Dioscoreen, in ihrer inneren Beschaffenheit den Sprossen näher als den Wurzeln.

Fragen wir zum Schlusse noch, ob auch bei anderen Pflanzen Ähnliches vorkomme, so möchte ich namentlich auf die „Beutel" geokalyceer Jungermannieen hinweisen. Auch diese sind Auswüchse der Sprofsachse, die ein eigenes Meristem haben, aber keine Blätter zu bilden imstande sind[2], sie erreichen verhältnismäfsig bedeutende Gröfse und bei einer Form (Acrobolbus unguiculatus) fand ich sogar eine der Wurzelhaube analoge Bildung. Ich verweise auf die eingehende Schilderung dieser Gebilde in meinen demnächst erscheinenden „Beiträgen zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten". Sobald ein Teilungsgewebe vorhanden ist, ist die Möglichkeit einer reicheren Ausgestaltung gegeben. Auf andere Organe „sui generis" möchte ich hier nicht näher eingehen, zumal die grofse Mehrzahl der Botaniker wohl kaum die im Eingang erwähnte, aus einer früheren Periode der Morphologie stammende Ansicht Worsdells teilt, wonach es nur einige wenige Organkategorieen geben soll, auf die sich alles andere zurückführen lasse. Dafs es zwischen Wurzel und Sprofs und zwischen Blatt und Sprofs Übergänge gibt in dem doppelten oben erörterten Sinne, ist meiner Ansicht nach nach dem jetzigen Stand-

1) Vgl. dessen oben zitierte Abhandlung über Selaginella spinulosa.

2) Die Angabe von Schiffner, wonach dies bei den Beuteln von Calypogeia der Fall sein soll, beruht, wie ich schon früher (Organographie pag. 315) hervorhob, auf einem Irrtum.

punkt unserer Kenntnisse so lange als festgestellt zu betrachten, bis es gelingt, das Gegenteil, nicht auf Grund von subjektiven Erwägungen, sondern durch neue Tatsachen zu erweisen.

Schliefslich mag auf die allgemeinere Bedeutung der oben kurz erörterten Regenerationserscheinungen noch hingewiesen werden. Ich habe früher die Anschauung vertreten, dafs die „Polarität“ bei der Regeneration bedingt sei durch die Richtung, in welcher die Baustoffe in der unverletzten Pflanze wandern, dafs die Vegetationspunkte als Anziehungscentren für diese Baustoffe dienen und dafs die hinter ihnen liegenden Gewebe z. B. in Sprofsachsen so ausgebildet seien, dafs sie nach den Sprofsvegetationspunkten hin am wegsamsten für die zur Sprofsbildung dienenden Baumaterialien, in gewöhnlich entgegengesetzter Richtung für die zur Wurzelbildung dienenden seien. Die für Selaginella und die Dioscoreaknollen mitgeteilten Beobachtungen scheinen mir diese Anschauung zu unterstützen. Für Selaginella sei erinnert an die Verschiedenheit zwischen Sprofsachsen und Wurzelträgern bei der Regeneration, an die Tatsache, dafs der Wurzelträger, sobald an seiner Spitze Wurzelanlagen entwickelt sind, nach Entfernung dieser neue Wurzelanlagen in apikaler Richtung erzeugt; für Dioscorea auf die Verschiedenheit in der Regeneration alter und junger Knollen vom Batatas-Typus und daran, dafs die „Polarität“ beim Sinuata-Typus ebenso wie bei den anderen offenbar mit der Richtung, in welcher normal die Organbildung vor sich geht, zusammenhängt. An anderem Orte[1]) habe ich dafür aufser den oben dargelegten auch noch andere Beispiele angeführt, solche von Pflanzen, bei denen nicht ein Wurzelsystem an der Basis der Sprosse sich befindet, sondern die Wurzelbildung in nach dem Sprofsscheitel fortschreitender Reihenfolge vor sich geht; so z. B. bei den Rhizomen von Iris Pseudacorus. Schneidet man ein mit Knospen besetztes Rhizomstück ab und entfernt alle Wurzeln, so treiben ein oder mehrere am apikalen Ende gelegene Seitensprosse aus. Aber es entstehen nicht etwa Wurzeln am basalen Ende des Rhizomstückes. Bilden sich solche an dem alten Sprofsstück überhaupt, so entstehen sie der normalen Entwicklungsfolge entsprechend gegen das apikale Ende zu, die meisten aber an den neu austreibenden Sprossen, weil eben die Wurzelbildung hier eine progressiv nach der Sprofsspitze hin gerichtete ist. Unter denselben Gesichtspunkt fallen die Erscheinungen, bei denen es sich um einen direkten Ersatz verloren gegangener Or-

1) Allgemeine Regenerationsprobleme, Vortrag auf dem intern. botan. Kongrefs, Wien 1905.

gane handelt. Entfernt man z. B. von einer Pflanze von Nicotiana paniculata alle Sprofsvegetationspunkte, so sicht man an der Schnittfläche, von der die Seitenknospen entfernt wurden, nicht selten Adventivknospen auftreten, und analoge Fälle liefsen sich in gröfserer Anzahl aufführen; es sei indes auf die in dem angeführten Vortrage gegebene Darstellung verwiesen.

Zusammenfassung.

1. Es gibt Organe, die ohne aus einer Umbildung von Wurzeln oder Sprossen hervorgegangen zu sein, in ihren Eigenschaften teils den Sprossen teils den Wurzeln, nahestehen. Dahin gehören die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen.

2. Die Dioscoreenknollen entstehen teils als Anschwellungen von Sprofsachsen, teils als solche von Wurzeln. Sie dienen als Reservebehälter und als Wurzelträger und sind teils radiär, teils dorsiventral gebaut. Die Dorsiventralität ist, wenn einmal induciert, nicht mehr umkehrbar. Die Lage bestimmt, welche Seite zur Ober-, welche zur Unterseite wird, wahrscheinlich auch den Ort der Knollenbildung. Die Luftknollen, welche sich bei einigen Dioscorea-Arten finden, stellen durch äufsere Einwirkungen bedingte Hemmungsbildungen der von ihnen gestaltlich oft sehr verschiedenen Erdknollen dar. Ihre Bildung läfst sich auch an Stellen, wo sie normal nicht auftreten, willkürlich hervorrufen. Die Dioscoreenknollen zeichnen sich aus durch bedeutende Regenerationsfähigkeit. Diese ist eine verschiedene, je nachdem es sich um in den Ruhezustand übergegangene oder in Entwicklung begriffene Knollen handelt. Bei der Regeneration fortwachsender Knollen tritt eine Polarität unabhängig von der Einwirkung der Schwerkraft insofern hervor, als Wurzeln sich an dem Ende bilden, gegen welches hin normal Wurzelbildung erfolgt, Sprofsbildung an dem (dem künstlich entfernten) Sprosse zugekehrten, ganz gleich, ob die Knolle aufrecht (Testudinaria), horizontal (D. sinuata) oder mit der Spitze nach abwärts (D. Batatas u. a.) gerichtet ist.

3. Eine Bildung von Sprossen an Stelle von Wurzelträgern findet normal bei S. grandis statt, wo diese Sprosse als Ruheknospen ausgebildet sind; sie kann künstlich herbeigeführt werden, auch bei solchen Arten, denen irrtümlich der Besitz von Wurzelträgern abgesprochen wurde. Die Bildung der Wurzelträger an den oberirdischen Sprossen, welche bei manchen Selaginella-Arten normal unterbleibt, kann an abgeschnittenen Sprossen (unter günstigen

äufseren Bedingungen) leicht herbeigeführt werden. Die Wurzelträger zeichnen sich aus durch beträchtliches Regenerationsvermögen: wenn die Spitze, welche die Wurzelanlagen enthält, entfernt wird, bilden sich neue Wurzelanlagen aus, selbst dann, wenn das entfernte Stück über 1 cm Länge besafs.

Auch die Sprosse von S. Martensii (wahrscheinlich auch anderer Arten) besitzen die Fähigkeit, sich an der Basis zu bewurzeln und zwar speziell dann, wenn es nicht zur Entwicklung von Wurzelträgern an den Sprofsgabeln kommt; es besteht eine deutliche, wenn auch nicht ausnahmslose Korrelation zwischen beiden Vorgängen.

4. Die angeführten Beobachtungen über Regeneration wurden benützt zur weiteren Begründung der Ansicht, dafs die Anordnung der Regenerate (Polarität u. a.) bedingt sei durch die in der unverletzten Pflanze vorhandene Richtung der Stoffwanderung. Weitere Belege dafür bieten die im Texte angeführten Beobachtungen von Iris und anderen Pflanzen.

Über chemische Labilität in physiologischer Hinsicht.

Von **Oscar Loew.**

In einem kürzlich erschienenen Werke: „Die Biochemie der Pflanzen" urteilt F. Czapek in absprechender Weise über die meisten bisher vertretenen Plasmatheorien. Es wird (pag. 44) erklärt: „Manche Plasmatheorien sind unstreitig zu sehr von phantastischen moleculartheoretischen Vorstellungen beeinflufst, als dafs sie eine brauchbare Stütze für die Forschung abgeben könnten." Nachdem nun in den folgenden Zeilen Ansichten von Pflüger, Detmer, Verworn, Loew und Bokorny verworfen werden, heifst es bezüglich der Ansichten der letzteren: „Auch werden Atomschwingungen und ähnliche Vorstellungen zu Hülfe genommen, die nichts als Phantasiegebilde sind."

Diese Sätze sind weder objektiv, noch irgendwie begründet worden. Ferner sollte man als bekannt voraussetzen, dafs Energien in Schwingungszuständen bestehen, dafs Wärmeenergie in Schwingungen von Moleculen und Atomen begründet ist, und dafs diese thermische Energie leicht in die ebenfalls auf Atomschwingungen basierende chemische Energie übergeht.[1]) Um welche Energieformen handelt

---

1) Die Atomschwingungen der chemischen Energie haben entweder gröfsere Schnelligkeit oder, was wahrscheinlicher ist, eine bedeutendere Amplitude als die Atomschwingungen der thermischen Energie bei gleichem Temperaturgrad, da

es sich aber wesentlich in den lebenden Zellen? Czapek wird es nicht leugnen können, dafs es die thermische und chemische Energieform ist. Wenn somit Czapek unsere Annahme von Atomschwingungen als „Phantasiegebilde" bezeichnet, so steht er mit den Grundlehren der Physik auf gespanntem Fufse.

Dafs die Respirationstätigkeit thermische und chemische Energie produziert, ist seit lange erkannt. Woher kommt aber die primäre chemische Energie, welche die Respirationstätigkeit erzeugt? Jedenfalls wird sie von den Proteinkörpern der lebenden Substanz ausgeübt und der Verbrauch dieser Energie aus der Respirationswärme wieder gedeckt. Nun wissen wir, dafs die lebende Substanz und die Enzyme leicht veränderliche Körper sind; es liegt deshalb auch sehr nahe, diese Eigenschaft, die chemische Labilität[1]), mit jener Fähigkeit der Energieäufserung in Beziehung zu bringen, da ja auch die Labilität mit dem Tode verschwindet.

Ich habe bereits wiederholt auf den zu machenden Unterschied zwischen potentiell-labilen und kinetisch-labilen Körpern hingewiesen.[2]) Bei den ersteren geht die aufgestapelte chemische Energie plötzlich in kinetische über, meist unter totaler Zersetzung (Nitroglycerin, Diazokörper), in ihren Moleculen herrscht ein Spannungszustand, aber keine Atombewegung, welche als chemische Energie aufgefafst werden könnte. Bei den letzteren aber, den kinetisch-labilen Körpern (Aldehyde, Ketone, Amidoaldehyde) müssen wir wegen der Neigung zu Umlagerung, Kondensation, Polymerisation und leichten Reagierfähigkeit mit anderen Körpern einen lebhaften Bewegungszustand in der labilen Atomgruppe annehmen.

Beim absoluten Nullpunkt der Temperatur werden die labilen Atomgruppen freilich keine chemische Energie mehr äufsern können. Es ist die thermische Energie, welche vermittelst labil gestellter Atome leicht in chemische Energie umgewandelt wird. Diese beiden Energieformen stehen einander fast so nahe wie Licht und Elektrizität.

Th. Bokorny und ich haben einen sehr labilen Eiweifskörper in vielen Pflanzenzellen nachgewiesen und ihn als „aktives Eiweifs",

---

unter dem Einflusse der ersteren manche Prozesse verlaufen, welche unter dem der letzteren erst bei höherer Temperatur möglich sind.

1) Es ist weder nötig, noch für das Verständnis vorteilhafter, den längst eingebürgerten Ausdruck „chemisch labil" durch „metastabil" zu ersetzen, wie vorgeschlagen wurde.

2) Die chemische Energie der lebenden Zellen, Cap. 11 — München und Stuttgart 1899 —; ferner: Über Zusammenhang zwischen Labilität und Aktivität bei den Enzymen, Pflügers Archiv Bd. 102, pag. 96.

später aber als Protoprotein bezeichnet, weil ersterer Ausdruck mehrfach für Enzyme gebraucht wurde. Nach unserer Ansicht, für welche auch manche Beobachtungen sprechen[1]), ist dieser labile Proteinstoff der eigentliche Baustoff des lebenden Protoplasmas. Die eigentümliche Ausscheidung[2]) (Proteosomen genannt), welche dieser Körper durch Basen erfährt, enthalten, wie wir selbst gleich im Anfang unserer Untersuchungen betonten, meistens noch Beimengungen von Gerbstoff und Lecithin[3]). Wenn nun Czapek meint: „es bestehen aber bezüglich der angewendeten Methoden grofse Unsicherheiten hinsichtlich der Deutung der Resultate“, so ist allerdings eine richtige Deutung für Jeden unmöglich, welcher die Existenz labiler Eiweifskörper entweder leugnet oder nicht begreift. Auch ist der Einwand Czapeks hinfällig, dafs „Aldehydgruppen in den Eiweifskörpern noch nicht nachgewiesen seien“; denn darin besteht ja eben der charakteristische Unterschied unseres labilen Reserveproteins von allen anderen Eiweifskörpern, die gar keine Aldehydgruppen (auch keine Ketongruppen) enthalten.

Dafs Czapek bei seiner Kritik nicht auf einem neutralen Standpunkt steht, geht daraus hervor, dafs er alle Angriffe auf uns zitiert, aber nicht unsere Antworten. Ferner erwähnt er nur unsere ersten Veröffentlichungen, nicht aber meine letzte zusammenfassende oben zitierte Schrift, welche manche neuere Beobachtungen enthält und aus welcher solche frühere Beobachtungen, welche zu Mifsdeutungen Veranlassung geben könnten, fortgelassen wurden.

Möchten die Wenigen, welche der Frage vorurteilsfrei gegenüberstehen, einmal nachprüfen und das Problem weiter verfolgen! Gewifs werden manche Erscheinungen in Pflanzenzellen[4]) dann leichter begreiflich werden, besonders wenn die Botaniker sich gründlichst mit der theoretischen organischen Chemie und speziell der Chemie labiler Körper vertraut machen!

---

1) Siehe Kap. IX u. X meiner Schrift: Die chemische Energie der lebenden Zellen.

2) Diese deutet nicht etwa auf eine Säurenatur des Körpers, sondern auf eine Aldehydnatur. Besonders das Verhalten der ammoniakalischen Ausscheidungen ist dafür charakteristisch.

3) Über die Verminderung resp. Entfernung des Gerbstoffs bei Spirogyrakulturen siehe (l. c.) Kap. X.

4) z. B. die Bildung der Aleuronkörner und anders gestalteter Eiweifsformen.

Die Samenanlage von Drimys Winteri und die Endospermbildung bei Angiospermen.

Von Eduard Strasburger.

Hierzu Tafel VII u. VIII.

Es erregte seinerzeit einiges Aufsehen, als festgestellt wurde, dafs die Magnoliacee Drimys, sowie die den Magnoliaceen nicht zu fern stehende Gattung Trochodendron im Bau ihres Holzes an die Nadelhölzer erinnern. Diese Tatsache gewann noch an Bedeutung, als auch andere Merkmale geltend gemacht wurden, die für eine phylogenetische Beziehung der Magnoliaceen zu den Gymnospermen sprechen sollten.

Eine nähere Untersuchung der in den Samenanlagen von Drimys sich abspielenden Entwicklungsvorgänge erschien unter diesen Umständen sehr erwünscht. Konnte sie doch möglicherweise einige Lücken im System überbrücken und die phylogenetische Deutung der im Embryosack der Angiospermen sich vollziehenden Gewebebildung erleichtern.

Mitte April 1904 traf ich Drimys Winteri reichlich blühend im botanischen Garten zu Lissabon an. So konnte ich mich genügend mit Untersuchungsmaterial versehen, das ich freilich nur in absoluten Alkohol einlegen und, da mein Aufenthalt in Lissabon kurz bemessen war, in denjenigen Entwicklungszuständen erlangen konnte, die zur gegebenen Zeit vorlagen.

Zu meiner Freude stellte es sich bei der Untersuchung heraus, dafs die Fixierung des Materials eine recht gute war. Auch enthielt es alle erwünschten Entwicklungszustände der Samenanlagen bis zur Fertigstellung des Embryosacks. Hingegen waren die befruchteten und den Beginn der Endospermbildung zeigenden Samenanlagen rar. Alle Stadien aber, die für die in Betracht kommenden Fragen ins Gewicht fielen, lagen vor und gestatteten somit ein abschliefsendes Urteil innerhalb des gesteckten Zieles.

Bekanntlich war es Göppert[1]), der im Jahre 1842 zuerst den Nachweis führte, dafs Drimys mit den Gymnospermen darin übereinstimme, dafs sein Holz nur aus Tracheïden bestehe. Freilich neigte Göppert in seinem Aufsatze mehr dazu, das Gewicht auf die Unterschiede der verglichenen Hölzer zu verlegen und betonte es, dafs eine

1) Über die anatomische Struktur einiger Magnoliaceen, Linnaea Bd. XVI, pag. 135.

wirkliche Übereinstimmung des Holzes von Drimys und der Gymnospermen nicht bestehe und sich nur auf ihre gleichförmige Zusammensetzung aus Tracheïden beschränke. Umgekehrt war W. Eichler in seiner auf das Holz von Drimys und von Trochodendron bezüglichen Veröffentlichung[1]) mehr geneigt, den Schwerpunkt in die Übereinstimmung, die beide mit den Gymnospermen zeigen, zu verlegen. Es sei allerdings richtig, meinte er, dafs eine Verwechslung beider Hölzer nicht möglich sei, indem die abweichende Gestalt der Zellen der sekundären Markstrahlen, „welche bei Drimys stets in vertikaler, bei den Coniferen in horizontaler Richtung am meisten verlängert sind" ..., sowie die, „wenn auch nicht in ihrem Wesen, so doch dem äufseren Aussehen nach bestehende Verschiedenheit der Tüpfel", unmittelbar auffalle, doch stimme Drimys gerade in demjenigen Punkte mit den Coniferen überein, „den man für die letzteren als den einzigen, oder doch den wesentlichsten Differenzialcharakter von den Laubhölzern betrachtet", so „dafs sich die Unterschiede nur auf Merkmale von untergeordneter Bedeutung beschränken".

Dem Beispiel von Drimys fügte Eichler jenes von Trochodendron aralioides Sieb. et Zucc. hinzu. Es ist dessen Holz ganz analog jenem von Drimys gebaut und nur aus der verschiedenen Zahl der Zellreihen in den Markstrahlen und der kreisförmigen Gestalt der meist in zwei bis drei Längsreihen angeordneten Tüpfel ergeben sich Unterscheidungsmerkmale.[2]) Nach Eichler ist die Gattung Trochodendron weiter als die Gattung Drimys von den Magnoliaceen und Schizandreen entfernt und er trägt Bedenken, sie mit Drimys in den Winteraceen zu vereinigen. In seinem die Blütendiagramme behandelnden Werke bringt Eichler[3]), im Anschlufs an Bentham-Hooker[4]), Trochodendron in einer besonderen Gruppe der Magnoliaceen unter, der Gruppe der Trochodendreae, welche er auf die Gruppe der Wintereae (Illicieae), der Drimys angehört, folgen läfst. Den Wintereen geht als erste Gruppe unter den Magnoliaceen die der Magnolieae voraus. In den natürlichen Pflanzenfamilien von Engler-Prantl[5]) sind die Illicieae, mit Drimys, als eigene Gruppe

---

1) Bemerkungen über die Struktur des Holzes von Drimys und Trochodendron, sowie über die systematische Stellung der letzteren Gattung, Flora Bd. 22, 1864, pag. 449.

2) l. c. pag. 454.

3) Bd. II, 1878, pag. 150.

4) Genera Bd. I pag. 954.

5) III. Teil, 2. Abteilung, 1891, pag. 18, 21.

bei den Magnoliaceen verblieben, die Trochodendraceen bilden hingegen eine besondere Familie, die durch die Lactoridaceae von den Magnoliaceen getrennt ist. In der nachträglichen Übersicht der Embryophyta siphonogama, im Anhang der natürlichen Pflanzenfamilien, bildet Engler aus den Trochodendraceen sogar eine besondere Unterreihe, die in der Reihe der Ranales auf die Unterreihe der Nyphaeineae folgt und von der Unterreihe der Ranunculineae gefolgt wird, an welche erst die Unterreihe der Magnoliaccae anschliefst. — Wollte man H. Halliers phylogenetischem Entwurf eines Systems der Blütenpflanzen folgen[1]), so kämen die Magnoliineae an deren Ausgangspunkt zu stehen, und zwar mit einer hypothetischen Gruppe der Magnoliaceen, die Drimytomagnolieae genannt wird, und die von den fossilen Bennettitaceen[2]), oder nahe diesen von Cycadaceen abstammend, zwischen jenen Gewächsen und den Illicineen, Schizandreen und Magnolien vermitteln würde.

Den Hölzern mit coniferenähnlichem Aufbau ist neuerdings, nach Solereder[3]), noch das Holz von Tetracentron Oliv. hinzuzufügen, einer Gattung, die nicht ohne Bedenken bei den Trochodendraceen untergebracht wurde[4]). H. Hallier stellt Tetracentron und Trochodendron zu den Hamamelidaceen und verwertet sie in seinem Entwurf, um den Anschlufs der Amentiflorae an die Illicieae zu gewinnen[5]). Zu erinnern wäre an dieser Stelle, was von Solereder[6]) hervorgehoben wurde, „dafs die Gattung Drimys gegenüber Illicium Gefäfse mit nicht grofsem, mehrseitigem Lumen besitzt“ und dafs in der Tribus der Trochodendreen sich die Gattung Euptelea ebenso zu Trochodendron verhält.

Wenn Drimysholz in Querschnitten betrachtet wird, so ist seine Ähnlichkeit mit Coniferenholz in der Tat auffällig. Sie erscheint wesentlich geringer an radialen Längsschnitten. Das Bild der verhältnismäfsig kleinen, spaltenförmig ausmündenden, an breiteren Tracheïden zweireihig angeordneten Hoftüpfel läfst sich noch unschwer

1) Ein zweiter Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen, Ber. d. deutsch. bot. Gesell. 1905 pag. 85.

2) H. Hallier, Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und des Trophophylls, in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten. Jahrb. d. Hamburg. Wiss. Anst. Bd. XIX, 1901, 3. Beiheft pag. 25.

3) Systematische Anatomie der Dicotyledonen, 1899, pag. 38.

4) Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, III. Teil, 2. Abt. pag. 273.

5) l. c. pag. 89 und Beiträge zur Morphogenie etc. pag. 95.

6) Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei den Dicotyledonen, 1885, pag. 52, 53.

an Araucarienstruktur [1]) anknüpfen, nicht so hingegen die Markstrahlen, die durchaus dicotylen Aufbau zeigen. In ihrer Wandverdickung, der Sonderung in stehende und liegende Zellen, einer Einschränkung der ersteren auf die Ränder einschichtiger Markstrahlen und ihrer Ausbildung auch auf den Seiten mehrschichtiger Markstrahlen, weichen die Markstrahlen von Drimys von jenen aller Gymnospermen ab, bieten dagegen Übereinstimmungen mit zahlreichen dicotylen Hölzern. Ich habe den Bau des Holzes von Drimys Winteri seinerzeit eingehend in meinem Buch „Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen" behandelt [2]) und dort auch das soeben erörterte Verhalten der Markstrahlen schon berührt [3]). In dem nämlichen Buche findet sich auch eine Schilderung des Bastes von Drimys [4]), die eine hinlängliche Beachtung bei der Erörterung phylogenetischer Beziehungen dieser Pflanze zu den Gymnospermen nicht fand. Die Siebröhren von Drimys sind nämlich, wie bei allen Angiospermen mit Geleitzellen versehen, während letztere, soweit meine Erfahrung reicht, allen Gymnospermen und auch Gefäſskryptogamen abgehen. Die Allgemeinheit der Erscheinung verleiht ihr eine prinzipielle Bedeutung. Es liegt mir fern deshalb zu behaupten, daſs der tracheïdale Aufbau des Holzes von Drimys, von Trochodendron und von Tetracentron, nicht einen erhalten gebliebenen Rest von früheren gymnospermen Vorfahren bedeute, doch muſs ich betonen, daſs im übrigen eine groſse Lücke die beiderseitigen Stammstrukturen trennt.

Ein die Magnoliaceen mit den Gymnospermen verknüpfendes Zwischenglied war auch den Entwicklungsvorgängen nicht abzugewinnen, die sich in den Samenanlagen von Drimys abspielen. Es zeigte Drimys vielmehr ein so ausgeprägt angiospermes Verhalten, daſs die etwaige Aussicht, andere Pflanzen derselben Familie oder nah verwandter Familien könnten die erwünschten Übergänge aufweisen, dadurch recht schwach geworden ist. Konnten doch gerade an Drimys, im Hinblick auf seinen Holzbau, ganz besondere Erwartungen geknüpft werden.

Die maſsgebenden Entwicklungzustände habe ich in den beigefügten Figuren zusammengestellt.

---

1) Besonders an jene fossiler Araucariten, z. B. an das von Walter Gothan, zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer, Abhandl. d. Kgl. Preuſs. Geol. Landesanstalt, Neue Folge, Heft 44, 1905, pag. 16, veröffentlichte Bild.

2) Histologische Beiträge, Heft III, 1891, pag. 161.

3) pag. 163 und 210.

4) pag. 165.

Wir sehen in Fig. 1 Taf. VII eine junge anatrope Samenanlage von Drimys Winteri mit schon ziemlich weit vorgeschrittenen Integumenten. Das Archespor hat eine Deckzelle abgegliedert, die sich übers Kreuz teilte und sich hierauf auf der einen Seite in zwei Etagen zerlegte. Der entsprechend vergröfserte Kern der Embryosackmutterzelle bereitet sich zur Reduktionsteilung vor. In Fig. 2 ist ein ähnlicher Kern bereits in das synaptische Stadium eingetreten. Die Fig. 3 führt einen späteren Zustand vor, der die Trennung der Doppelfäden der Knäuel zeigt, jenen Vorgang, der früher als erste Längsspaltung angesehen wurde. In Fig. 4 sind die Chromosomenpaare an der Kernwandung verteilt. Es liegt das Stadium der Diakinese vor, welches auch hier eine Zählung der Chromosomenpaare ermöglicht. Da die Zahl hoch ist, so läfst sie sich nur mit relativer Sicherheit bestimmen. Die meisten Zählungen sprachen für das Vorhandensein von 36 Chromosomenpaaren. Damit würde die Angabe von Guignard sich unschwer vereinigen lassen, dafs die Pollenmutterzellen von Magnolia Yulan und M. Soulangeana gegen 40 Chromosomen, somit Chromosomenpaare, führen[1]). In den Integument- und Nucellarzellen von Drimys wiesen mir die Teilungsbilder stets überaus zahlreiche Chromosomen auf, die wegen ihrer geringen Gröfse und starken Zusammendrängung sich nicht genau zählen liefsen, sehr wohl aber 72 betragen konnten.

Die Embryosackmutterzelle von Drimys vollzieht eine Zweiteilung und ihre beiden Tochterzellen wiederholen den Vorgang. Die untere Zelle zeigt während beider Teilungen bedeutendere Gröfse. Die Teilung erfolgt in der Mutterzelle und der unteren Tochterzelle der Quere nach, während die obere Tochterzelle eine schräge oder selbst longitudinale Teilung ausführt. Das Bild, das sich hieraus ergibt, wird uns durch die Fig. 5 Taf. VII vorgeführt. Dann beginnt sofort die Verdrängung der drei oberen Zellen durch die untere sich rasch vergröfsernde Embryosackanlage (Fig. 6). In dieser erfolgen die bekannten Kernteilungen (Fig. 7 und 8) und führen zur Anlage der drei Zellen des Eiapparates und der drei Gegenfüfslerinnen. In typisch angiospermer Weise treten nun die beiden Polkerne die Wanderung an, um sich aneinander zu schmiegen (Fig. 9) und mit-

1) Les centres cinétiques chez les végetaux. Ann. d. sc. nat. Bot. 8e série, Bd. VI, 1898, pag. 196. Frank Marion Andrews, Karyokinesis in Magnolia and Liriodendron with special reference to the behavior of the chromosomes, Beihefte zum Bot. Centralbl. Bd. XI, 1902, pag. 137, nimmt gegen 48 Chromosomenpaare an, wofür eine Stütze in den Figuren der beigefügten Tafel fehlt.

einander hierauf zu verschmelzen (Fig. 10). Die Synergiden haben nur schwach entwickelte Fadenapparate aufzuweisen und statt einer grofsen Vacuole unter dem Kern führen sie deren meist mehrere entsprechend kleinere (Fig. 11). Öfters rückt der sekundäre Embryosackkern tiefer zu den Antipoden hinab. Diese bleiben klein und schrumpfen weiterhin zusammen (Fig. 12). Die Fig. 13 führt uns den Augenblick der Befruchtung des Eies vor. Der kleinere, dichtere Spermakern liegt dem Eikern an. Das Bild gleicht zahlreichen anderen, die für Angiospermen bekannt sind, im besondern auch jenen, die Guignard für Ranunculaceen veröffentlicht hat[1]). In Fig. 14 wird ein etwas späterer Zustand vorgeführt, der je einen Spermakern mit dem Eikern und mit dem sekundären Embryosackkern vereinigt zeigt. Beide Spermakerne haben schon annähernd das Gefüge der Kerne, mit denen sie kopulieren, erlangt, sind aber an ihrem kleineren Kernkörper noch kenntlich.

Der aus zwei Polkernen und einem Spermakern hervorgegangene Endospermkern tritt alsbald in Teilung ein und eilt, wie meist üblich, in seiner Entwicklung dem befruchteten Ei voran. In Fig. 15 habe ich den oberen Teil eines Embryosacks, der bereits zahlreiche Endospermkerne und einen mehrzelligen Embryo führte, zur Anschauung gebracht. Eine grofse Auswahl solcher Bilder lag mir nicht vor, da mein Material nur vereinzelt über den Befruchtungsvorgang hinausreichte.

Aus dieser Schilderung geht somit hervor, dafs Drimys Winteri sich wie eine typische angiosperme Pflanze verhält und dafs bei ihr die phylogenetische Anknüpfung der Endospermanlage an die Prothallienbildung der Gymnospermen genau dieselben Schwierigkeiten, wie bei anderen Angiospermen bereitet.

Mein Urteil über die Endospermbildung bei den Angiospermen hat sich seit der Veröffentlichung meines Aufsatzes in der botanischen Zeitung 1900[2]) nicht geändert. Ich halte diese Endospermbildung für eine Fortsetzung der zuvor unterbrochenen Prothalliumbildung und die Verschmelzung der Kerne, die ihr vorausgeht, für einen sekundär eingeschalteten Vorgang. Wenn ich auf diesen Gegenstand hier nochmals zurückkomme, so ist es, weil ich meine Auffassung jetzt auf

---

1) La double fécondation chez les Renonculacées, Journ. de Bot. Bd. XV, 1901, pag. 394.

2) Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung“ bei den Angiospermen. Bot. Ztg. 1900 zweite Abteilung pag. 293.

noch breiterer Basis stützen kann und weil ich aufserdem für notwendig erachte, einer andern Ansicht entgegenzutreten, die neuerdings wieder in sehr bestimmter Weise sich geltend macht.

Aus einzelnen Sätzen, die Gaston Bonnier in dem diesjährigen Märzhefte der Revue générale de Botanique [1]) niederschrieb, müfste man nämlich schliefsen, es sei ausgemachte Sache, dafs das Endosperm der Angiospermen, so wie es G. Le Monnier [2]) zuerst, und zwar schon 1887 angesprochen hatte, einen Embryo vorstelle. Bonnier [3]) zieht die Cycadeen besonders zum Vergleich heran. Ihr befruchtetes Ei vermehre durch freie Teilung seine Kerne, die sich peripherisch in ihm lagern und zwischen denen simultane Scheidewandbildung weiterhin erfolge, so wie bei der Zellbildung im protoplasmatischen Wandbeleg der meisten angiospermen Embryosäcke. Nur eine Keimanlage entwickle sich bei Cycas weiter und verdränge die andern, die ihr als Nährmaterial dienen. So auch verdränge und verzehre bei den Angiospermen die eine bevorzugte Keimanlage jenen anderen Keim, das Endosperm, das ebenfalls einem Befruchtungsvorgang seine Entstehung verdankt und das ein Nährkeim sei. Das Endosperm der Angiospermen müsse demgemäfs mit einem Cycadeenkeim auf dessen jüngstem „proembryonalen" Entwicklungsstadium homologisiert werden. Ähnliche Vergleiche mit den Coniferen sollen die Übereinstimmungen auch mit ihnen erweisen.

In Wirklichkeit fehlt aber für eine solche Homologisierung jeder Anknüpfungspunkt und die Lücke, die in der Einbildungskraft dabei übersprungen wird, bleibt unausgefüllt.

Wo existiert ein Gewächs, dessen Verhalten eine solche Auffassung rechtfertigen sollte? Tatsächlich wachsen bei den Gymnospermen alle Keimanlagen in das Prothalliumgewebe hinein, niemals eine Keimanlage in eine andere. Sie leben alle auf Kosten des Prothalliumgewebes und wenn in letzteres nacheinander mehrere Keimanlagen eingedrungen sind, macht alsbald der bevorzugte Keim eine Weiterentwicklung der anderen Keime unmöglich, indem er alle Nahrungsstoffe an sich reifst und schliefslich, bei weiterer Gröfsen-

---

1) Remarques sur la comparaison entre les Angiospermes et les Gymnospermes, Bd. XVII, 1905, pag. 97.

2) Sur la valeur morphologique de l'albumen chez les Angiospermes; Journ. de Bot. Bd. I, pag. 140.

3) Gleich auf der ersten Seite des Bonnier'schen Aufsatzes heifst es, andere Homologien könnten heute nicht mehr in Vorschlag kommen, „puisque l'albumen est un embryon".

zunahme auch jene schwächeren Keime verdrängt und resorbiert. Das ist der nämliche Vorgang, der sich bei Angiospermen im Falle von Polyembryonie einzustellen pflegt und er allein ist mit dem, was bei Gymnospermen sich abspielt, vergleichbar.

Doch die „Befruchtung“ des sekundären Embryosackkerns bei Angiospermen ist es, die jetzt zu einem Vergleiche ihres Endosperms mit einer Keimanlage vornehmlich anlockt. Wie sieht es aber nach dem jetzigen Stande unseres Wissens um diese Befruchtung aus? Guignard[1]) fafste bereits Bedenken gegen diese Bezeichnung, da im Befruchtungsakt sich Kerne mit der gleichen reduzierten Zahl von Chromosomen vereinigen, was bei der Bildung der Endospermanlage nicht der Fall sei. Daher er diesen Vorgang nur als eine Art „pseudo-fécondation“ wollte gelten lassen. Ich schlug allenfalls „vegetative Befruchtung“ vor.[2]) Goebel[3]) stellte sich auf den richtigen Standpunkt, wenn er schrieb: „Ob man dabei von einer „doppelten Befruchtung“ sprechen will, ist meines Erachtens unwesentlich, ich habe in dem Vorgang, seit er bekannt wurde, stets nur eine Einrichtung sehen können, welche eine Weiterentwicklung des Endosperms nur für den Fall sichert, dafs eine Embryobildung eintritt.“

Die Förderung, welche die Individualitätslehre der Chromosomen in letzter Zeit erfahren hat[4]), drängt die Annahme einer Befruchtung und Keimbildung bei dem in Betracht kommenden Vorgang noch weiter zurück.

Die Kerne der Geschlechtsprodukte enthalten ein jedes Chromosom nur in der Einzahl. Die Vereinigung der Geschlechtsprodukte im Befruchtungsvorgang führt dahin, dafs im Keimkern ein jedes Chromosom zweimal vertreten ist, in je einer vom Vater und je einer von der Mutter stammenden Einheit. Hierin liegt das Wesen der neuen Generation begründet.

Im Endospermkern ist jedes Chromosom zum mindesten dreimal vertreten. Sein dreimaliges Vorhandensein stellt das gewöhnliche

---

1) Les decouvertes récentes sur la Fécondation chez les végétaux angiospermes, cinquantenaire de la société de Biologie, Volume Jubilaire 1899, pag. 197 und L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. Ann. des sc. nat. Bot. 8e sér. Bd. XI, 1900, pag. 379.

2) Einige Bemerkungen etc. Bot. Ztg. 1900, pag. 304.

3) Organographie der Pflanzen, 1898—1901, pag. 793.

4) Th. Boveri, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, 1904, sowie meine Aufsätze über Reduktionsteilung in den Sitzungsber. der Akad. der Wiss. in Berlin, Physik.-math. Kl., Bd. XVIII, 1904, pag. 587, und Typische und allotypische Kernteilung, Ergebnisse und Erörterungen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, pag. 1.

Verhältnis dar, doch kommt es auf diese Zahl überhaupt nicht an, wie diejenigen Fälle zeigen, wo mehr als zwei Kerne zum sekundären Embryosackkern verschmelzen [1]), oder wo nachweislich, wie bei Lilium, der untere Polkern eine vermehrte Anzahl von Chromosomen führt. [2]) Somit hat keinesfalls der mit dem sekundären Embryosackkern verschmelzende zweite Spermakern dessen Chromosomen auf die nötige Zahl zu bringen, wie er es im Ei tut, und so führt er gerade das nicht aus, worin das Wesen der Befruchtung ruht. Was ist das überhaupt für ein Zellraum, der den sekundären Embryosackkern führt und läfst er sich für eine Schwesterzelle des Eies halten, etwa als zweites Ei deuten? Die Entwicklungsvorgänge im Embryosack lehren das Gegenteil. Nachdem zwei freie Kernteilungen in den beiden Enden der Embryosackzelle vollzogen sind, werden Zellkörper um je drei Kerne dort abgegrenzt. Diese Zellbildung erfolgt nicht um die Polkerne, die somit frei den Cytoplasten der ursprünglichen Embryosackzelle zufallen. Dieser stellt einen einzigen, von einer einzigen Hautschicht umgrenzten Zellkörper dar, der sich auch als solcher benimmt und das dadurch zu erkennen gibt, dafs die beiden ihm zugewiesenen Kerne aufeinander zuwandern und sich vereinigen. Sie tun das wie in andern, an sich einkernigen Zellen, denen aus irgend welchem Grunde zwei Kerne zufielen. Dafs aber die freien Kerne in dem zuvor einzelligen Embryosack nicht zu einem Kern sich vereinigten, dafs auch späterhin die freien Endospermkerne getrennt bleiben, hängt mit den in jenen Zuständen wirksamen Entwicklungsreizen zusammen. Die Neigung zur Vereinigung stellt sich bei den Kernen mit dem Ruhestadium ein, in welches der Embryosack nach Anlage des Eiapparates und der Antipoden tritt. Sind mehr als acht Kerne

---

1) So acht Kerne bei Peperomia nach Douglas H. Campbell, Die Entwicklung des Embryosacks von Peperomia pellucida, Ber. d. deutsch. Bot. Gesell. 1899, pag. 452, und Duncan S. Johnson, On the Endosperm and Embryo of Peperomia pellucida, Bot. Gazette, Bd. XXX, 1900, pag. 1; so auch eine gröfsere Anzahl Kerne bei Gunnera nach Hans Schnegg, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Gunnera, Flora, Bd. 90, 1902, pag. 204.

2) Guignard, Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat. Bot. 7e sér. Bd. XIV, 1891, pag. 188. E. Sargant, The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon, I. Oogenesis, Ann. of Bot., Bd. 1896, pag. 464; D. M. Mottier, Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1898, pag. 135. Möglicherweise ist der untere Polkern auch chromosomenreicher als der obere bei Tulipa Celsiana und T. silvestris, Guignard, L'appareil sexuel dans les Tulipes. Ann. d. sc. nat. Bot., Bd. XI, 1900, pag. 379.

zuvor in der Embryosackzelle erzeugt worden, so verschmilzt nach Abgrenzung des Eiapparates und der Gegenfüfslerinnen eben eine gröfsere Zahl derselben zum sekundären Embryosackkern. Die Kerne der Eiapparatzellen und Gegenfüfslerinnen sind durch die erfolgte Abgrenzung vor dem gleichen Schicksal bewahrt. Nach alledem stellt die sekundäre Embryosackhöhle nicht ein dem Ei gleichwertiges Gebilde dar, vielmehr eine Zelle anderen Ursprungs, welche den Schwesterkern des Eies und auch den Schwesterkern einer Antipode aufnahm und in der sich diese Kerne zu einem Kern vereinigten. Im allgemeinen pflegt sich die Verschmelzung der beiden Polkerne vor Zutritt des Spermakerns zu vollziehen und es ist ganz nebensächlich, ob dieser sich mit dem Verschmelzungsprodukt der zwei Polkerne oder zunächst nur mit einem der noch nicht verschmolzenen Polkerne vereinigt. Bei Drimys ist, wie das auch sonst meist der Fall, die Verschmelzung der Polkerne vor Zutritt des Spermakerns so weit gediehen, dafs auch ihre zunächst getrennt gebliebenen Nucleolen nur einen entsprechend vergröfserten Nucleolus bilden. (Fig. 12 Taf. VIII).

Kaum erscheint es nötig noch weiter hinzuzufügen, dafs keiner der zahlreichen Beobachter, die bisher die Entwicklungsvorgänge in den Embryosäcken der Angiospermen verfolgten, über Formgestaltungen des Endospermkörpers zu berichten wufste, die auch nur entfernt an Keimbildungen erinnerten, während doch sogar Nucellarwucherungen, wenn sie in die Embryosackhöhle hinein erfolgen, Keimform dort annehmen. Selbst ein solches Endosperm, wie jenes von Ricinus communis, das bei der Keimung des Samens ein lebhaftes Wachstum zeigt[1]), verät dabei ebensowenig Keimgestaltung wie der Endospermkörper einer Cycadee, wenn er die Samenschale sprengt und ergrünt[2]).

Trotz seiner hohen Chromosomenzahl neigt der sekundäre Endospermkern unter normalen Verhältnissen nicht zur Teilung, auch wenn die Samenanlage die Anregung zur Weiterentwicklung erhielt. Er braucht hierzu die Substanz des Spermakerns, wie das besonders schön einige von Guignard[3]) bei Naias major beobachtete Fälle

---

1) Hugo v. Mohl, Ein Beitrag zur Geschichte der Keimung, Bot. Ztg. 1861, pag. 258; Georg Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung, Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1885, pag. 548.

2) E. Warming, Ein paar nachträgliche Notizen über die Entwicklung der Cycadeen, Bot. Ztg., 1878, pag. 738.

3) La double fécondation dans le Naias major Journ. de Bot. Bd. XV, 1901, pag. 211.

lehren, wo der Embryosackscheitel zwei normale Keimanlagen führte, der sekundäre Embryosackkern aber ungeteilt zwischen diesen lag. Da war der zweite Spermakern verwendet worden, um eine zweite Zelle, ob ein zweites Ei oder eine in die Eifunktion getretene Synergide, zu befruchten und der sekundäre Embryosackkern ging leer aus. Die Abhängigkeit der Endospermbildung von dem Eintritt des Spermakerns in den Verband bietet den Vorteil, überflüssige Endospermbildung bei ausbleibender Keimbildung auszuschliefsen.

Andererseits bewirkt die Steigerung an Kernsubstanz, die der Endospermkern, seiner Entstehung zufolge, aufweist — wenn er den Impuls zur Teilung erhält, die Möglichkeit einer raschen Teilungsfolge, die entschieden Vorteile bringt. Denn so vermag die Bildung des Endosperms der Entwicklung des Keimes vorauszueilen und rechtzeitig das Nährgewebe zu schaffen, in das er eindringen soll.

Dem Umstand, dafs die Endospermkerne Verschmelzungsprodukte von mindestens drei Kernen sind, mufs andererseits auch das häufige Auftreten mehrpoliger Teilungsfiguren im Wandbeleg der Embryosäcke zugeschrieben werden. Aufserdem ist es eine nicht seltene, von mir schon vor Zeiten[1]) und seitdem wiederholt[2]) beobachtete Erscheinung, dafs bei Anlage der Scheidewände zwischen den Kernen des Wandbelegs oft mehrkernige Zellen entstehen. In diesen wiederholen sich die Kernverschmelzungen in ähnlicher Weise wie zuvor in der sekundären Embryosackzelle.

Ich halte somit an der phylogenetischen Deutung fest, die ich 1900 den Entwicklungsvorgängen in den Samenanlagen der Angiospermen gab[3]), indem ich sie für eine zerteilte oder fraktionierte Prothalliumbildung erklärte. Dieselbe, im Entwicklungsgang der Archegoniaten auf bestimmter phylogenetischer Stufe sich immer wieder äufsernde Tentenz, die Prothalliumbildung einzuschränken und sie auf die Erzeugung der Geschlechtsprodukte zu reduzieren, war es, die auch in den Samenanlagen der Angiospermen die Eibildung in die ersten Stadien der Prothalliumentwicklung verlegte. Erst die Keimernährung verlangt nach mehr Prothalliumgewebe, und so kam die Einrichtung zustande, die eine weitere Gewebebildung im Embryosack von der Keimentwicklung abhängig machte und jede überflüssige

1) Zellbildung und Zellteilung, III. Aufl., 1881, pag. 26.

2) G. Tischler, Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von Corydalis cava, Verh. d. naturhist.-med. Ver. zu Heidelberg. N. F. Bd. VI, pag. 351. Dort die übrige Literatur.

3) l. c. Bot. Ztg. pag. 310.

Substanzverwendung in dieser Richtung dadurch sicherte, dafs sie auch die Endospermbildung unter den Einflufs eines Spermakerns stellte. Nur, wenn durch erfolgte Befruchtung die Keimentwicklung gesichert ist, setzt die Pflanze die unterbrochene Prothalliumbildung fort. Diese dient der Keimernährung und würde somit eine Substanzverschwendung vorstellen, so oft als die Befruchtung unterbleibt. Bei den Gymnospermen, die eine volle Ausbildung des Prothalliums in ihren Samenanlagen der Befruchtung vorausgehen lassen, wird einem überflüssigen Substanzaufwande dadurch vorgebeugt, dafs die Weiterentwicklung der Samenanlage von ihrer, auf jüngstem Entwicklungszustande erfolgenden Bestäubung abhängt. Nur die Cycadeen haben es mehrfach nicht zu diesem Grad der Anpassung gebracht und bilden Endosperm auch in unbestäubten Samenanlagen. So verhalten sich auch noch die Ginkgoales. In Abhängigkeit von der Bestäubung wurde die Weiterentwicklung der Samenanlagen auch in manchen Familien der Angiospermen gebracht, so bei Orchideen, Amentaceen [1]); doch diese Fälle blieben bei den Angiospermen vereinzelt, da wahrscheinlich die starke Einschränkung der Prothalliumbildung vor der Befruchtung meist schon den Anforderungen an Materialersparnis hinlänglich genügte. — Es ist vielleicht nicht überflüssig, hier daran zu erinnern, dafs die Endospermbildung in den Samenanlagen der Angiospermen nur da durch freie Kernteilung eingeleitet wird, wo die sekundäre Embryosackhöhlung noch an Gröfse zunimmt, nicht dort, wo sie, wie vorwiegend bei Dikotylen, nur langsam wächst. Ob also die Endospermbildung durch freie Kernteilung und hierauf folgende Vielzellbildung oder durch succedane Zellteilung erfolgt, wird somit durch Wachstumscorrelationen bedingt und hat nichts mit einer phylogenetischen Ableitung von der durch freie Kernteilung eingeleiteten Proembryobildung in den Eiern der Cycadeen zu tun.

Ich habe seinerzeit [2]) mich schon dahin geäufsert, dafs ich die Vorgänge, die in den Samenanlagen von Gnetumarten sich abspielen, nicht als eine Vorstufe des angiospermen Verhaltens zu betrachten vermag. Ich meinte und meine vielmehr, dafs die Gnetumarten das

---

1) Vergl. K. Goebel, Organographie der Pflanzen 1898—1901, pag. 793, wo aufserdem noch andere Beispiele angeführt sind. Die sonstige Literatur bei J. M. Coulter und C. J. Chamberlain, Morphology of Angiosperms, 1903, pag. 147, und Paul Guérin, Les connaissances actuelles sur la Fécondation chez les Phanérogames 1904, pag. 49.

2) l. c. Bot. Ztg. 1900, pag. 309; und Anlage des Embryosackes und Prothalliumbildung bei der Eibe, Festschrift für Haeckel 1904, pag. 12.

Endglied einer Entwicklungsreihe darstellen, die bei Welwitschia eine Reduktion der Archegonien bis auf eine Zelle, das umhüllte Ei, erreichte und die bei den meisten Gnetumarten [1]) die genannte Zellbildung um die freien Prothalliumkerne, auch um die zwischen ihnen befindlichen, auf Befruchtung harrenden Eikerne, bis auf den Zustand nach deren Befruchtung hinausschob. Bei den hypothetischen Drimytomagnolieen, die H. Hallier zwischen den fossilen Bennettitaceen und den recenten Illicieen vermitteln läfst, müfsten die Verhältnisse meiner Ansicht nach aber anders liegen. Da wäre etwa zu erwarten, dafs die durch freie Kernteilungen im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes eingeleitete Prothalliumbildung bis zur Scheidewandbildung zwischen den Kernen fortschreite, hierauf eine perikline Teilung der gesonderten Kerne erfolge, durch welche bereits auch einzelne Archegoniuminitialen abgegrenzt würden, nunmehr ein Stillstand in der Entwicklung eintrete und ein aufeinander Zuwandern und darauffolgendes Verschmelzen aller nach innen zu gelegenen Kerne zur Folge hätte. Zunächst liefse sich die Zellbildung als im ganzen Umkreis des Embryosacks erfolgend vorstellen, dann als auf seine beiden Enden eingeschränkt denken. Auch dürfte zunächst wohl die Anlage mehrerer Archegoniuminitialen im Scheitel des Embryosackes anzunehmen sein, dann eine allmähliche Einschränkung der Zahl. Für die unmittelbare Bildung des Eies aus einer Archegonieninitiale würde der Verlauf der Reduktion in der Reihe der Gnetaceen bei Welwitschia die Analogie bieten; nicht so für jene Erscheinung, welche alle Angiospermen aufweisen, von der, wie sich nunmehr zeigte, auch Drimys keine Ausnahme bildet, dafs nämlich von den je zwei Kernen, welche der zweite Teilungsschritt den beiden Enden der Embryosackanlage liefert, nicht beide Kerne sich in der Ebene des Wandbeleges teilen, vielmehr ein Kern senkrecht zu ihr seine Teilung ausführt. So kommt es, dafs bei der nun folgenden Zellsonderung nicht vier, sondern nur drei der Embryosackwand angefügte Zellen entstehen. Um die dem Innenraum des Embryosacks zugekehrten Polkerne unterbleibt zugleich die Abgrenzung eines Zellkörpers. Würden vier Zellen im Wandbeleg an den beiden Enden des Embryosacks abgegrenzt worden sein, um sich hierauf periklin zu teilen, und fände hierauf eine Verschmelzung der acht Innenkerne im Innern des Embryosacks statt, so wäre die phylogenetische Ab-

1) G. Karsten, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Gnetum, Cohns Beitr. zur Biol. der Pflanzen, Bd. VI, 1893, pag. 372.

leitung des Vorgangs nicht schwer. So wie die Sachen liegen, sind nur ganz hypotetische Deutungen möglich. Dafs die Synergiden, wie vorwiegend angenommen wird, modifizierte Eier sein sollten, halte ich für ganz unwahrscheinlich. Es ist mir nämlich kein Fall bei Gymnospermen bekannt, wo die Bildung von zwei Archegonienanlagen sich auf zwei Schwesterkerne in solcher Weise zurückführen liefse. Ich möchte daher auch jetzt die Synergiden als Prothalliumzellen aufgefafst sehen, die sich einer bestimmten Funktion angepafst haben. Zum mindestens erscheint mir diese Annahme zulässiger als die andere. Der Umstand, dafs eine Synergide ausnahmsweise befruchtet werden kann und einen Keim bildet, zeugt nicht für ihren Ursprung vom Ei. Es liegt dann vielmehr ein an sich hier auch nur überaus seltener Funktionswechsel vor. Da die Synergiden nur die einfache Zahl von Chromosomen führen, so bilden diese als solche kein Hindernis für eine Befruchtung. Andererseits sind die Synergiden ganz allgemein in ihrem Bau von dem Ei verschieden, führen ihren Kern nicht unter, sondern über der Vacuole und nehmen oft in ihrem oberen Teile die als Fadenapparat bekannte spezifische Sonderung an.

Zwei Spermakerne weisen auch die Gymnospermen meist in ihrem Pollenschlauch auf. Nur einer pflegt für die Befruchtung eines Eikerns verwendet zu werden, der andere im Pollenschlauch zu verbleiben, oder in dem Ei, in das er ebenfalls eindrang, der Resorption anheimzufallen. Jedenfalls stand aber ein zweiter Spermakern phylogenetisch den Angiospermen schon zur Verfügung. Da die Bedingungen, unter welchen sich ihre Befruchtung vollzieht, sein Vordringen bis in die Embryosackhöhlungen hinein förderten, so führten sie damit auch seine Verschmelzung mit den Polkernen herbei und konnten einen Zustand anbahnen, in welchem die Endospermbildung von dieser Verschmelzung abhängig wurde. Die Verschmelzung des Spermakerns mit dem an sich schon doppelten Embryosackkern, die durchaus an Kernverschmelzungen in vegetativen Zellen anschliefst, ist somit auch keinesfalls zu vergleichen mit den Vorgängen bei Gnetum, wo die beiden Spermakerne eines jeden der in die Embryosackhöhlung vorgedrungenen Pollenschläuche mit je einem nackten Eikern sich vereinigen.

Ohne weiteres leuchtet aber ein, dafs die Chromosomen eines Spermakerns, wenn sie den Chromosomen eines anderen Kerns hinzugefügt werden, ihren Einflufs auf die Teilungsprodukte ausüben können. Es wäre viel auffälliger, wenn das nicht geschehen möchte, und sich nur aus den dominierenden Eigenschaften der anderen Chromosomen

erklären lassen. Dafs bei der Vereinigung des Spermakerns und des sekundären Embryosackkerns von zwei Maisrassen mit verschiedenem Endosperm ein „hybrides" Endosperm entsteht, stempelt die Art der vorangehenden Kernverschmelzung somit durchaus nicht zu einem geschlechtlichen Vorgang.[1])

Die Bemühungen H. Halliers, den Anschlufs zwischen Angiospermen und Gymnospermen bei den Magnoliaceen zu finden, können trotz der fortbestehenden weiten Lücke, die auch diese Arbeit nicht zu vermindern vermochte, auf weitere Zuneigung der inneren Morphologen rechnen. Schwerlich werden ihm aber letztere in dem Versuche folgen, die Gnetaceen von den Gymnospermen zu trennen und neben den Loranthaceen, Myzodendraceen und Santalaceen bei den Santales unterzubringen.[2]) Von diesem Versuch läfst sich entschieden behaupten, dafs er allen auf die Embryologie und den Gewebebau der Gnetaceen gestützten Erfahrungen zum Trotz gemacht wurde.

Dafs die Zellen, welche den Eiapparat und die Gegenfüfslerinnen im Embryosack der Angiospermen bilden, das Ei ausgenommen, nicht als Eier aufgefafst werden können, habe ich bereits in meinem Aufsatz von 1900[3]) zu begründen gesucht. Ich wies dabei auf die Vermehrung durch Teilung hin, welche die Gegenfüfslerinnen bei einer Anzahl von Pflanzen nachträglich erfahren[4]). Dangeard[5]) hat daher, um die von ihm vertretene Gametennatur aller primären Gebilde des angiospermen Embryosacks zu retten, eine parthenogenische Weiterentwicklung bei solchen Antipodenzellen angenommen. Fafst man sie als Prothalliumzellen auf, so ist gegen ihre Vermehrung durch Teilung ebensowenig einzuwenden, als gegen die Teilung der Prothalliumzellen einer Filicinee oder Gymnosperme. Dafs die einfache Chromosomenzahl die Teilung nicht hindert, braucht nicht erst hervorgehoben zu werden; stellt sie doch überhaupt das ursprüngliche Verhältnis dar, während die doppelte Zahl erst das nachträgliche Produkt der geschlechtlichen Vereinigung ist. Teilen sich die Gegenfüfslerinnen für gewöhnlich nicht, so ist es nur deshalb, weil sich solche Bedingungen nicht

---

1) Vergl. die Literatur bei Paul Guérin, Les connaissances actuelles etc. pag. 47.

2) Ein zweiter Entwurf etc. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1905, pag. 90.

3) Einige Bemerkungen etc. Bot. Ztg. 1900, pag. 310ff.

4) Vergl. solche Fälle besonders bei P. Guérin, Sur le sac embryonnaire et en particulier les antipodes des Gentianes. Journ. de Bot. Bd. XVII, 1903, pag. 101.

5) Programme d'un Essai sur la réproduction sexuelle, 1900, pag. 5.

einstellen, die ihre Teilung veranlassen könnten. Eine vorausgehende Vermehrung ihrer Chromosomen auf die doppelte Zahl ist hierzu nicht nötig, wie denn die für Lilium nachgewiesene und für bestimmte Tulpen wahrscheinliche Zunahme der Chromosomenzahl in den Kernen der Antipoden nur einen besonderen Fall des Verhaltens darstellt. Dafs die Synergiden nur so äufserst selten in Teilung eintreten, erklärt sich aus der spezialisierten Struktur, in welche der Protoplast alsbald eintritt, um einer besonderen Aufgabe zu dienen.

Ist es aber nicht die Chromosomenzahl an sich, welche die primären Zellen des angiospermen Embryosacks hindert in Teilung einzutreten, so schliefst sie es andererseits aus, dafs deren Entwicklung in die Bahnen der anderen, auf doppelte Chromosomen eingerichteten Generation einlenkt. Daraus erklärt sich, warum im allgemeinen Adventivkeime ihren Ursprung in Nucellarzellen, die mit doppelter Chromosomenzahl ausgestattet sind, nehmen, beziehungsweise, warum bei apogamischer Keimbildung aus eiförmigen Anlagen die Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle unterdrückt wird und apogamische Eier mit doppelten Chromosomen dann angelegt werden.[1]) Daher auch jene Angaben, die über Keimbildung aus Synergiden und Gegenfüfslerinnen, ohne vorausgegangene Aufnahme eines Kerns in sie, berichten[2]), einer erneuten Untersuchung bedürfen. Stimmen diese Angaben, so dürfte für eine entsprechende Ergänzung der fehlenden Chromosomen, in den in Entwicklung eintretenden Zellen in jedem Einzelfall wohl gesorgt sein. Hingegen könnten aus jungen Keimanlagen ohne weiteres andere Keimanlagen hervorsprossen, so wie dies für die Polyembryonie von Erythronium americanum durch Edward C. Jeffrey[3]), für jene von Tulipa Gesneriana durch Alfred Ernst[4]), für jene von Limnocharis emarginata durch J. G. Hall[5]) angegeben

---

1) E. Strasburger, Die Apogamie des Eualchimillen, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLI, 1904, pag. 108 ff.

2) Man findet eine Zusammenstellung dieser Angaben bei Coulter-Chamberlain, l. c. pag. 217, und Guérin, l. c. pag. 77 ff.; im Einzelnen wäre noch S. Tretjakow, Polyembryonie bei Allium odorum L., Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1895, pag. 15, zu vergleichen.

3) Polyembryony in Erythronium americanum, Ann. of Bot. Bd. IX, 1895, pag. 537.

4) Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von Tulipa Gesneriana L., Flora Bd. 88, 1901, pag. 37.

5) An Embryological Study of Limnocharis emarginata Bot. Gazette Bd. 33, 1902, pag. 214.

wird. Falls bei Balanophora elongata [1]) und B. globosa [2]) das Endosperm nur einem Polkern seine Entstehung verdankt und der Adventivkeim apogamisch aus einer Endospermzelle hervorgeht, müfste es wiederum in dieser zunächst an der geforderten Chromosomenzahl fehlen.

Figurenerklärung.

Tafel VII und VIII.

Die sämtlichen Bilder wurden nach Mikrotomschnitten ausgeführt. Zur Fixierung diente absoluter Alkohol. Die Färbung wurde mit Eisenhämatoxylin oder mit Safranin-Gentianaviolett-Orange vollzogen. Die Vergröfserung der meisten Figuren beträgt 375, der übrigen 1500.

Drimys Winteri Forst.

Fig. 1. Samenanlage nach Bildung der Embryosackmutterzelle. Vergr. 375.
„ 2. Embryosackmutterkern in Synapsis. Vergr. 1500.
„ 3. Embryosackmutterkern, die Trennung in Doppelfäden nach der Synapsis zeigend. Vergr. 1500.
„ 4. Embryosackmutterkern im Zustand der Diakinese. Vergr. 1500.
„ 5. Vollendete Teilung der Embryosackmutterzelle. Vergr. 375.
„ 6. Verdrängung der Schwesterzellen durch die Embryosackanlage. Vergr. 375.
„ 7. Zweikernige Embryosackanlage. Vergr. 375.
„ 8. Vierkernige Embryosackanlage. Vergr. 375.
„ 9. Fertiger Embryosack, die Polkerne in Berührung, Eiapparat in Seitenansicht. Vergr. 375.
„ 10. Fertiger Embryosack, die Polkerne in Berührung, Eiapparat in Frontansicht. Vergr. 375.
„ 11. Eiapparat in Frontansicht. Vergr. 375.
„ 12. Fertiger Embryosack. Polkerne verschmolzen. Eiapparat in Frontansicht. Vergr. 375.
„ 13. Befruchtung. Am Eikern ein Spermakern. Synergide desorganisiert. Vergr. 375.
„ 14. Etwas späterer Zustand im Befruchtungsvorgang. Neben dem Eikern und dem sekundären Embryosackkern je ein Spermakern, an dem kleineren Kernkörperchen kenntlich. Vergr. 375.
„ 15. Mehrzellige Keimanlage und Endospermkerne im oberen Teile des Embryosacks. Vergr. 375.

---

1) M. Treub, L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata Bl. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, Bd. XV, 1898, pag. 1.

2) J. P. Lotsy, Balanophora globosa Jungh. In denselben Annalen, 2. Ser. Bd. I, 1899, pag. 174.

Kleinere Mitteilungen.

Von **K. Goebel.**

I. Eine merkwürdige Form von Campanula rotundifolia.

Mit 1 Abbildung im Text.

Bekanntlich besitzt C. rotundifolia zweierlei durch Übergangsformen miteinander verknüpfte Blattformen: Rundblätter, welche, zur Blütezeit gewöhnlich schon verschwunden, eine grundständige Blattrosette bilden, und Langblätter, welche an den blühenden Sprossen vor den Blüten auftreten.

In der nebenstehenden Abbildung ist nun eine Form wiedergegeben [1]), welche, in einem anderen Florengebiete und in gröfserer Zahl gesammelt, wohl unbedenklich als eine von C. rotundifolia verschiedene Art betrachtet worden wäre, denn sie weicht von dieser beträchtlich ab: statt einer basalen Rundblätterrosette sehen wir einen mit deutlich entwickelten Internodien versehenen Sprofs, der mit einer einzigen Blüte endigt. In der Achsel der Rundblätter aber stehen Seitensprosse mit Langblättern.

Dafs aber nur eine durch äufsere Faktoren bedingte Modifikation von C. rotundifolia vorliegt, zeigen, abgesehen von der Übereinstimmung der Blütengestalt und anderer morphologischer Verhältnisse, Versuche, die ich früher mit dieser Pflanze vorgenommen hatte.[2]) Es ergab sich dabei, dafs die Rundblattform und die Langblattform von verschiedenen äufseren Faktoren bedingt sind; es gelang sowohl Sprosse, die noch keine Langblätter gebildet hatten, auf dem Stadium der Rundblattbildung zurückzuhalten, als auch solche, die schon zur Langblattbildung übergegangen waren, auf das Stadium der Jugendblattform zurückzuführen. Für unsere Pflanze kommt zunächst das erstere Verhalten in Betracht. Vergleicht man die früher gegebene Abbildung (Fig. 1 a. a. O.) mit der jetzt vorliegenden, so zeigt sich eine beträchtliche Übereinstimmung. Beide Pflanzen haben an der Hauptachse Rundblätter und gestreckte Internodien. Diese Form war in

---

1) Ich verdanke sie Herrn stud. chem. E. Trutzer, der sie im Oktober des vorigen Jahres in einem Laubwald bei Schleifsheim fand.

2) Goebel, Die Abhängigkeit der Blattform von Campanula rotundifolia von der Lichtintensität etc. Flora 82. Bd. 1896. Vgl. auch Familler, die verschiedenen Blattformen von Campanula rotundifolia, Flora 1900 (Bd. 87) pag. 95.

den Versuchen künstlich durch Kultur bei geminderter Lichtintensität erzielt worden. Wir dürfen also wohl mit Sicherheit annehmen, dafs auch bei der Schleifsheimer Pflanze die Gestalt des Sprosses und der Blätter, sowie deren Anzahl (denn eine „normale" Blattrosette bildet meist nicht so viele Rundblätter aus) durch ihr Wachstum im schattigen Wald bedingt war. Derartige Exemplare hatte ich auch früher schon gefunden und am a. a. O. pag. 7 kurz beschrieben. Das Neue der vorliegenden Pflanze besteht darin, dafs sie trotzdem sie über die Jugendform eigentlich nicht hinauskam, noch zur Blüte gelangte und dafs der Hauptsprofs es war, der nach Hervorbringung einer Mittelbildung zwischen Rund- und (typischem) Langblatt mit einer Blüte abschlofs, während die blühenden Triebe sonst Seitensprosse der Rosette darstellen. Ich glaube das Verhalten darauf zurückführen zu sollen, dafs die im Schatten erwachsene Pflanze in dem besonders sonnigen und trockenen Sommer 1904 doch noch Licht genug erhielt, um zur Blüte schreiten zu können. Da dies aber erst gegen Ende der Vegetationsperiode der Fall war, gelangten die Seitensprosse nicht über das Stadium der Langblattbildung (welche normal der Blütenbildung vorausgeht) hinaus; man sieht auch deutlich, dafs sie kümmerlich und schmächtig entwickelt sind. Wenn man aber die Blütenbildung an den Seitensprossen verhindert, kann man auch sonst die Hauptachse zur Blütenbildung veranlassen. Auch die Hauptachse war in unserem Fall nicht mehr imstande sich zu einer typischen Infloreseenz auszubilden, aber die Lichtwirkung reichte hin, um eine Blüte hervorzubringen. Dabei ist das Stadium der Langblattbildung fast ganz übersprungen worden. Die Pflanze ist ein, allerdings nicht ganz strenges, Beispiel dafür, dafs auch Jugendformen zur Fortpflanzung schreiten können, wofür die Zoologen einen besonderen Namen, Pädogenesis, erfunden haben. Bei den Pflanzen kann man, wie ich früher anführte, dasselbe gelegentlich bei den „fixierten" Jugendformen von Cupressineen beobachten. Jedenfalls ist die Schleifsheimer Campanula ein interessantes Beispiel dafür, wie tiefgreifend die äufsere Gestaltung



Campanula rotundifolia. Auf 1/2 verkl.

mancher Pflanzen von äufseren Faktoren beeinflufst werden kann und dafs es möglich ist, auf Grund experimentell-morphologischer Untersuchungen das Zustandekommen abnorm ausgebildeter Formen im einzelnen zu analysieren. Die Änderung dem „normalen“ Verhalten gegenüber besteht dabei nicht im Auftreten von etwas Neuem, sondern nur in der verschiedenen Kombination der auch im gewöhnlichen Entwicklungsgange gegebenen Formelemente.

---

2. Chasmogame und kleistogame Blüten bei Viola.

In der Abhandlung: „Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorieen“ [1]) wurde für einjährige Pflanzen, speziell Impatiens noli tangere gezeigt, dafs die Entscheidung darüber, ob kleistogame oder chasmogame Blüten hervorgebracht werden, nicht durch den „Mangel“ (resp. das Vorhandensein) von Bestäubungsvermittlern, sondern durch Ernährungsverhältnisse bedingt wird; dafs dasselbe auch für perennierende Pflanzen, welche die beiden Blütenformen besitzen, wie z. B. Violaarten, gelte, wurde aus einer Betrachtung der Entwicklungsvorgänge und einigen Versuchen mit V. odorata und V. silvatica geschlossen. Diese Versuche wurden fortgesetzt, und obwohl sie noch lange nicht abgeschlossen sind, mag es doch nicht ohne Interesse sein, wenn jetzt schon kurz zwei Resultate hervorgehoben werden, welche das früher Gesagte ergänzen können.

1. Ist es möglich, Violapflanzen mit nur kleistogamen Blüten zu ziehen, die chasmogamen also auszuschalten? Dafs diese Frage mit ja zu beantworten ist, zeigen schon frühere Angaben. Darwin[2]) kultivierte V. nana, welche durch mehrere Generationen hindurch nur kleistogame Blüten hervorbrachte, ebenso V. Roxburghiana, die auch in Indien nur während der kühleren Jahreszeit chasmogame Blüten trägt. Kerner[3]) fand V. sepincola an schattigen Standorten in Tirol nur mit kleistogamen Blüten. Ich habe früher hervorgehoben (a. a. O. pag. 775), „dafs man Viola mit nur kleistogamen Blüten auch in voller Beleuchtung erziehen kann, wenn man sie unter die Bedingungen bringt, unter denen die kleistogamen Blüten normal entstehen“. Das soll im folgenden durch ein Beispiel dargelegt werden.

---

1) Biolog. Centralblatt Bd. XXIV, 1904.

2) Die verschiedenen Blütenformen etc. (Übers.) pag. 216.

3) Pflanzenleben Bd. V pag. 253.

Zur Untersuchung diente V. mirabilis, welche dazu besonders geeignet ist, weil bei ihr bekanntlich chasmogame und kleistogame Blüten sich durch ihre Stellung an der Sprofsachse auffallend unterscheiden.

Die Unterdrückung der chasmogamen grundständigen Blüten ist theoretisch in zweierlei Weise möglich. Entweder sie werden ganz ausgeschaltet oder an ihrer Stelle treten kleistogame Blüten auf. Beides wird dann eintreten, wenn die Ernährungsbedingungen zur Zeit der Anlegung der chasmogamen Blüten für die Blütenbildung ungünstigere sind als unter normalen Verhältnissen.

Es zeigte sich, dafs sowohl ein Ausschalten der chasmogamen Blüten als das Auftreten kleistogamer an ihrer Stelle sich herbeiführen läfst, und zwar, wie zu erwarten stand, mit verschiedenen Übergängen zur normalen Gestaltung.

Diese Übergänge seien zunächst besprochen. Im Münchener botanischen Garten ist V. mirabilis bei den „Schattenpflanzen" in einem Beet angepflanzt, an welchem mir früher schon die Spärlichkeit resp. der Mangel chasmogamer Blüten aufgefallen war, die sonst bei der in unserer Umgebung häufig wildwachsenden Pflanze in gröfserer Anzahl, wenn auch rasch vorübergehend, anzutreffen sind.

Eine Untersuchung des Beetes in diesem Frühjahr (1905) ergab, dafs an Stelle der Blüten, die chasmogam sein sollten, nur einige wenige vorhanden waren, deren Blumenblätter wie bei den kleistogamen Blüten verkümmert waren, deren Antheren auch, so weit untersucht, nur zwei Pollensäcke wie die der kleistogamen Blüten besafsen. Ein Fruchtansatz trat nicht ein (obwohl die Pollenkörner Schläuche getrieben hatten); dieser unterbleibt gelegentlich unter ungünstigen Umständen auch bei anderen kleistogamen Blüten, zum Teil wohl wegen abnormer Ausbildung des Fruchtknotens. Dafs aber tatsächlich statt der chasmogamen fertile kleistogame Blüten gebildet werden können, zeigte ein Exemplar von V. mirabilis, welches seit 7. Juli 1904 im Viktoriahause gestanden hatte. Es zeigte im Frühjahr 1905 keine Blüten. Erst am 19. Juni 1905 fand sich[1]) eine grundständige Blüte, die also eigentlich chasmogam sein sollte, aber durchaus kleistogam und schon zur Fruchtbildung übergegangen war. Ein anderes danebenstehendes Exemplar zeigte keine grundständige, sondern nur stengelständige Blüten, welche, wie gewöhnlich, kleistogam waren. In beiden Fällen, sowohl bei den im Freien auf einem trockenen

1) Entsprechend dem unten für Viola odorata und V. collina zu schildernden Verhalten.

schlechten Boden wie bei den im feuchten warmen Gewächshaus (in welchem V. mirabilis nur kümmerlich gedieh) stehenden Pflanzen sind es offenbar ungünstige Ernährungsbedingungen, welche zur Ausschaltung der chasmogamen Blüten geführt haben.

Es ist selbstverständlich möglich, dafs dasselbe Resultat auch durch andere Faktoren herbeigeführt wird. Wir wissen durch Darwins Untersuchungen, dafs bei manchen Pflanzen unter sonst gleichen äufseren Verhältnissen doch die Entwicklung eine weniger kräftige ist bei Exemplaren, die aus fortgesetzter Selbstbestäubung hervorgegangen sind. Hier ist also die „innere Konstitution" verändert worden, nicht direkt die Nahrstoffzufuhr. Ähnlich mag auch in anderen Fällen eine innere Veränderung der Pflanze das ausschliefsliche Auftreten von kleistogamen Blüten bedingen. Als Beispiel dafür sei Oxalis corniculata angeführt. Eigene Beobachtungen darüber liegen mir nicht vor. Borzi[1]) gibt an, dafs bei dieser Pflanze im Herbst und Winter kleistogame Blüten auftreten, was ja mit den früher vorgetragenen Anschauungen über die Bedingungen für das Auftreten der kleistogamen Blüten ganz übereinstimmt. Er fand, dafs bei aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen Pflanzen schon in der zweiten Generation Blüten mit kleineren Korollen entstanden, und in der vierten Generation waren die Blüten alle kleistogam. Gewifs ist es erwünscht, diese Versuche weiter fortzusetzen, um zu sehen, ob auf diesem Wege sich tatsächlich eine auch unter günstigen äufseren Ernährungsbedingungen konstant kleistogame Form erziehen läfst. Bei Viola mirabilis aber liegt die Sache anders. Hier handelte es sich um vom Freien hereingeholte Pflanzen, bei denen durch ungünstige Kulturbedingungen die Bildung chasmogamer Blüten unterdrückt wurde, während diese in demselben Jahre bei den im Freien auf feuchtem Boden wachsenden Exemplaren ganz normal eintrat.

2. Zeitliche Verschiebung des Auftretens chasmogamer Blüten. Dafs man V. odorata und V. silvatica veranlassen kann, nach dem Auftreten der kleistogamen Blüten in derselben Vegetationsperiode wieder chasmogame Blüten hervorzubringen, wurde schon in der früheren Abhandlung dargelegt. Immerhin gelang der Versuch bei V. odorata nur bei der als „semperflorens" bezeichneten Form. Es läfst sich aber in sehr einfacher Weise ein analoges Resultat auch bei der typischen V. odorata herbeiführen. Im Herbst 1904 wurden mit Knospen chasmogamer Blüten versehene Pflanzen von

---

1) Borzi, Biologia dell' Oxalis corniculata, Contribuzioni alla Biologia vegetale Vol. II. Fasc. II pag. 33.

V. odorata in das Kulturhaus des pflanzenphysiologischen Instituts gestellt, in welchem eine Tagestemperatur von 15—20° C. gehalten wird. Die vorhandenen Blütenknospen wurden, wie nach den Erfahrungen beim Treiben der Veilchen zu erwarten war, bald gelb und starben ab, während die Blätter sich entwickelten; die Pflanzen sahen durchaus gesund aus; das „Steckenbleiben" der Blüten ist, wie a. a. O. erwähnt, offenbar nicht direkt der Temperaturerhöhung, sondern der Entwicklung der vegetativen Organe zuzuschreiben; es soll darüber später Genaueres mitgeteilt werden. Ich hatte nun erwartet, dafs die Pflanzen zur Bildung kleistogamer Blüten übergehen würden. Das wäre wohl auch der Fall gewesen, wenn die künstlich angetriebenen Pflanzen sich vegetativ weiter entwickelt hätten. Das war aber nicht der Fall, vielmehr trat eine Ruheperiode ein und in Verbindung damit die Anlegung neuer chasmogamer Blüten. Diese entfalteten sich Anfang Juni 1905, zu einer Zeit, in welcher im Freien längst keine chasmogamen Blüten von Viola odorata anzutreffen waren, sondern nur kleistogame (die aber dieses Jahr in viel geringerer Zahl als sonst sich fanden). Die Töpfe brachten eine grofse Zahl chasmogamer Blüten den ganzen Juni über hervor. Drei davon stellte ich ins Freie an einen sonnigen Standort, wo sie ziemlich trocken gehalten wurden. Sie hatten selbst Anfang Juli noch chasmogame Blüten, diese blieben also trotz der fast tropischen Hitze nicht „stecken", wie die im Herbst vorher (denn jetzt war die Entwicklung der vegetativen Organe nur eine unbeträchtliche), nur wurden die Blumenkronen kleiner. Bei den im Kulturhaus gebliebenen, reichlicher bewässerten Pflanzen waren Anfang Juli keine chasmogamen Blüten mehr vorhanden, sondern nur solche, die sich nicht öffneten, aber deutlich als den chasmogamen Blüten nahestehend sich dadurch erwiesen, dafs sie 4fächerige Antheren[1]) und einen, wenn auch kürzeren, so doch dem chasmogamen Typus entsprechenden Griffel besafsen. Die Pflanzen setzten Früchte an; es liefs sich leicht nachweisen, dafs schon in den chasmogamen Blüten (untersucht wurden die später auftretenden) die Pollenschläuche innerhalb der Antheren sich entwickeln; dasselbe ist natürlich auch bei den kleistogamen Blüten der Fall. Die Übergänge zu diesen fanden sich in allen Abstufungen, z. B. Blüten, die sich zwar noch öffneten, aber eine kleine, vom Kelch verdeckte Blumenkrone hatten; nur der kleine Sporn war äufserlich sichtbar.

1) Auch die Nektarienanhängsel an den zwei unteren Staubblättern waren vorhanden.

Die Verschiedenheit, welche zwischen den im Kulturhaus und den im Freien befindlichen Pflanzen bezüglich der Länge der Zeit, in welcher chasmogame Blüten auftraten, bestand, ist leicht verständlich, es kann darüber auf früher Gesagtes verwiesen werden.

Ähnliche Resultate erhielt ich auch für Viola collina, von welcher im November einige mit Blütenknospen versehene Exemplare in ein Gewächshaus, dessen Temperatur auf 12—15° gehalten wird, gebracht wurden. Auch hier verkümmerten zunächst die chasmogamen Blüten und trieben die Blätter aus. Im Mai, zu einer Zeit, in welcher an den im Freien überwinterten Exemplaren die chasmogamen Blüten schon verschwunden waren, bildeten diese Pflanzen reichlich chasmogame Blüten. Die chasmogamen Blüten der Pflanzen traten statt der kleistogamen auf, erst später gingen die Pflanzen zur Bildung kleistogamer Blüten über (mit mancherlei Mittelformen). Indes traten die kleistogamen Blüten in verhältnismäfsig kleiner Zahl auf, und man würde sie wohl ebenso ausschalten können wie dies bei V. mirabilis umgekehrt für die chasmogamen möglich war. Die Anschauungen, zu denen ich betreffs der Ursachen des Auftretens kleistogamer Blüten früher gelangt war, werden, wie mir scheint, auch durch die hier mitgeteilten Erfahrungen bestätigt: es hängt von Ernährungseinflüssen ab, ob chasmogame oder kleistogame Blüten gebildet werden. Es handelt sich dabei um Pflanzen, bei denen die Fähigkeit, chasmogame oder kleistogame Blüten zu bilden, in ähnlicher Weise vorhanden und von äufseren Faktoren abhängig ist, wie etwa bei manchen amphibischen Pflanzen die Fähigkeit, Wasser- oder Luftblätter zu bilden. Ob bei Viola-Arten, die normal keine kleistogamen Blüten bilden, deren Auftreten veranlafst werden kann, scheint mir noch fraglich. Die Mitteilung von Zederbauer[1]) „Kleistogamie von Viola arvensis und ihre Ursachen“ bringt darüber keine Entscheidung. Er fand von mangelhaft beleuchteten in einem Getreidefeld stehenden Exemplaren von V. arvensis die Korollenblätter sehr reduziert[2]), aber ob wirklich innerhalb der geschlossenen Blütenhülle Befruchtung stattfand, ist nicht festgestellt; da die Blüten sich bei V. arvensis selbst be-

---

1) Österr. bot. Zeitschrift 1904 pag. 355.

2) Ähnliche Formen sind auch früher schon beobachtet, vgl. V. B. Wittrock, Viola-Studier I pag. 25 (Acta horti Bergiani). Wittrock stellt das Vorkommen kleistogamer Blüten (auch bei reducierter Korolle) in Abrede, weil die Befruchtungsorgane von derselben Form und Beschaffenheit wie die der normalen Violen seien. Wir sahen indes oben, dafs bei V. odorata auch bei normalen Blüten Kleistogamie eintreten kann.

fruchten, ist ja der Schritt zur Kleistogamie kein grofser. Es müfste aber das Verhalten des Pollens näher geprüft werden.

3. Aposporie bei Asplenium dimorphum.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Seit 1884 zum ersten Male bei Athyrium filix femina f. clarissima die Erscheinung der Aposporie beobachtet wurde[1]), ist sie im Lauf der Jahre bei einer Anzahl anderer Farne nachgewiesen worden. So bei Polystichum angulare f. pulcherrimum, bei Nephrodium Pseudomas f. cristatum (?), bei Scolopendrium vulgare var. crispum, bei Pteris aquilina und Trichomanes pyxidiferum.

Es könnte deshalb überflüssig erscheinen, einen neuen Fall zu beschreiben, zumal ja zweifellos wichtiger als die Konstatierung eines solchen die experimentelle Feststellung der Bedingungen wäre, unter denen die Ausschaltung der Sporenbildung aus dem Entwicklungsgange der betreffenden Farne erfolgt. Trotzdem schien mir die Beschreibung der Aposporie bei Aspl. dimorphum nicht überflüssig. Einmal ist die Erscheinung, wenn auch bei verschiedenen Farngattungen nachgewiesen, doch eine eben nicht häufige — auf dem europäischen Kontinent ist sie, wenn man von aus England bezogenen Exemplaren absieht, meines Wissens überhaupt noch nicht beobachtet worden —, sodann ist der vorliegende Fall dadurch von Interesse, dafs er das Auftreten der Aposporie als ein sprungweises erkennen läfst und als in Verbindung stehend mit einer Störung der normalen Entwicklung, welche auch in anderen Kennzeichen zutage trat.

An einem der zahlreichen im Münchner botanischen Garten kultivierten Exemplare von Aspl. dimorphum fiel mir vor zwei Jahren ein Blatt durch seine von der der übrigen abweichende Gestaltung auf; es zeigte abnorme Teilungen der Blattfläche und schmälere Fiedern als die übrigen fertilen Blätter, und während diese Sporangien

1) Literatur: Observations on a singular development in the Lady-Fern by Ch. T. Druery and on Apospory in ferns by F. O. Bower (Linnean Societys Journal vol. XXI, 1885). — Druery, On a new instance of apospory in Polystichum angulare var. pulcherrimum ibid. vol. XXII 1886. Id. Notes upon an Aposporous Lastrea (Nephrodium). Ibid. vol. XXIX 1892. Id. Notes upon Apospory in a form of Scolopendrium vulgare var. crispum and a new aposporous Athyrium, also an additional phase of aposporous development in Lastrea pseudo-mas var. cristata. Ibid. vol. XXX 1893. — Bower, On some normal and abnormal developments of the Oophyte in Trichomanes. (Annals of botany vol. I 1888.) — Farlow, Apospory in Pteris aquilina. (Annals of botany vol. II 1888 pag. 383.)

und „Adventivsprosse“ trugen, war die Sporangienbildung an dem abnormen Blatte eine reduzierte. Schon mit blofsem Auge waren dafür an den Enden der Blattfiedern zahlreiche Prothallien zu sehen, in welche die Blattfiedern oft ganz allmählich übergingen (Fig. 1). Das Gewebe des Prothalliums unterscheidet sich von dem des Blattes namentlich dadurch, dafs es durchscheinend ist, was hauptsächlich durch den Mangel an Intercellularräumen im Prothalliumgewebe bedingt wird; die Fortsetzung der Blattnerven verläuft aber oft noch ziemlich

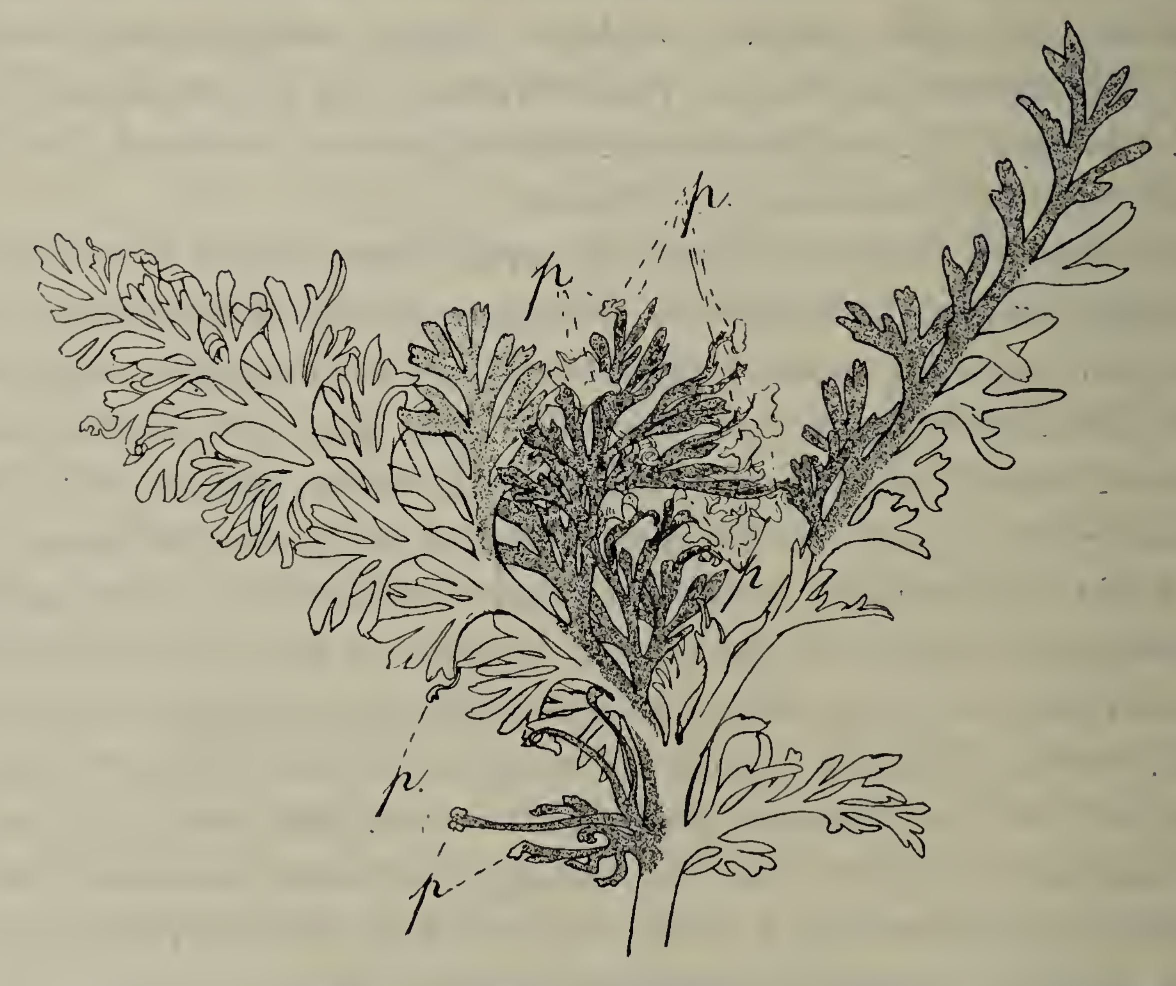


Fig. 1. Asplenium dimorphum. Abnormer Blatteil, von welchem einzelne Fiedern in Prothallien (*p*) ausgewachsen sind. Nat. Gr.

weit in das translucente Gewebe hinein[1]), auch sieht man auf diesem zum Teil noch die für das Blatt charakteristischen Drüsenhaare. Andererseits finden sich an den Prothallien auch Haarbildungen, welche für Polypodiaceenprothallien durchaus ungewöhnlich sind, teils am Rande, teils auf der Unterseite und zwar auch zwischen den Sexualorganen. Diese Haare in Gestalt kurzer Zellreihen oder Zellflächen können entweder als dem Prothallium eigentümlich (etwa wie bei den Cyatheaceenprothallien) oder als Hemmungsbildungen der Spreuschuppen der Blätter aufgefafst werden. Meiner Ansicht nach ist zweifellos das letztere der Fall. Schon an normalen Blättern sieht man gegen das

1) An Blattfiedern, die längere Zeit in Alkohol lagen, traten die Prothallien gegenüber dem weifsen Gewebe des Blattes durch Braunfärbung hervor.

Ende der Fiedern hin die Spreuschuppen kleiner werden und in gegliederte „Haare“ übergehen, welche an der Spitze eine Sekretzelle tragen und vielfach auch rechts und links an der Basis einen Auswuchs entwickeln, der in einer Sekretzelle endigt. Ähnliche Gebilde finden sich auch auf den Prothallien und von ihnen alle Übergänge zu einfachen Zellreihen oder selbst einzelnen Zellen. Diese Haarbildungen zeigen zusammen mit dem oben Angeführten, dafs tatsächlich ein allmählicher Übergang des Blattgewebes in das Prothallium stattfindet und dieses teilweise noch Eigenschaften, die sonst dem



Fig. 2. Asplenium dimorphum. Stück eines abnormen Blattes, 5fach vergr. Das intercellularraumhaltige Blattgewebe punktiert, das translucente (mit den Prothallien) hell.

Blatte zukommen, aufweist. Die Prothallien, welche am Ende der Blattfiedern stehen, sind teilweise kraus verbogen, lassen aber vielfach eine Scheitelbucht, die aber breiter ist als sonst bei Polypodiaceen, deutlich erkennen. Sie trugen auf ihrer Unterseite vielfach Archegonien, weniger häufig Antheridien und kurz bleibende Rhizoiden. Auf Torf gepflanzt wuchsen sie bedeutend heran, brachten aber keine Keimpflanzen hervor, was wohl der abnormen Beschaffenheit der Archegonien und Antheridien zuzuschreiben ist; denn beiderlei Sexualorgane zeigten sich vielfach vom gewöhnlichen Bau abweichend.

Es fanden sich z. B. abnorme Archegonien mit kurzem, nur aus zwei oder drei Zellreihen bestehendem Halsteil, andere, deren Halsteil oben vegetativ auswuchs und eines der beschriebenen Haare bildete. Die Antheridien waren teilweise abnorm grofs, auch fanden sich Doppelbildungen und solche, welche dem Prothalliumgewebe eingesenkt waren. In den Archegonien waren unterhalb der Centralzelle in den Prothallienzellen Teilungen zu bemerken, die aber nicht zu besonders hervortretenden Neubildungen führten. Offenbar waren auch die Sexualzellen selbst „minderwertig" und nicht zur Befruchtung geeignet.

Die Sporangienbildung an den abnormen Blatteilen ist, wie schon erwähnt, eine reduzierte. Die Sori fehlen entweder ganz oder sind abnorm ausgebildet, das Indusium war kurz und teilweise lappig ausgewachsen, die Sporangien verkümmert. Es ist dabei zu bemerken, dafs auch an den „normalen" Gewächshauspflanzen von Aspl. dimorphum die Sporangien an den untersuchten Exemplaren häufig — oft erst nach Anlegung des Annulus — verkümmern, doch bilden sich keimfähige Sporen nicht selten, wenngleich in verhältnismäfsig geringerer Zahl aus. Eine Prothallienbildung aus abnormen Sporangien, wie sie in anderen Fällen beobachtet ist, trat bei Aspl. dimorphum nie ein. Auch die „Adventivknospen" an den abnormen Blatteilen zeigten zuweilen eine abnorme Ausbildung und hornförmige Auswüchse an den Blättern, die in einzelnen Fällen beobachtet wurden (Fig. 3) dürfen wohl als frühzeitig verkümmerte und abnorm weitergewachsene Adventivknospen betrachtet werden. Diese Tatsachen zeigen, dafs die Aposporie in Verbindung steht mit einer Störung der Entwicklung des Blattes. Sie erscheint deutlich als eine Mifsbildung, welche für das Leben der Pflanze nutzlos erscheint. Die Prothallien bildeten sich an einem etwa 1 m langen, hoch in die Luft ragenden Blatte aus. Es ist zwar denkbar, dafs sie im Freien durch Abknickung des Blattes auf den Boden gelangt wären, aber selbst auf einem geeigneten Substrate weiter kultivierte Prothallien bildeten



Fig. 3. Asplenium dimorphum. Stück eines abnormen Blattes mit hornartigen Auswüchsen. 3fach vergr.

ja keine Keimpflanzen aus, und die Pflanzen sind durch den Besitz blattbürtiger Sprosse von der sexuellen Vermehrung ohnedies ziemlich unabhängig. Die Aposporie und die Prothallienentwicklung sind hier also vollständig dysteleologische, wenn man will sinnlose Mifsbildungen. Nachdem das abnorme Blatt schliefslich abgestorben war, trat an der Pflanze kein neues mit Aposporie begabtes auf. Die Pflanze ist vielmehr heute, zwei Jahre nach der Auffindung der Aposporie, anscheinend durchaus normal, sie hat fruktifizierende Blätter von der gewöhnlichen Form hervorgebracht. Das schliefst natürlich nicht aus, dafs die Fähigkeit zu aposporer Entwicklung noch latent vorhanden ist und nur unter bestimmten Bedingungen hervortritt. Immerhin aber, und darin liegt, wie mir scheint, das Interesse des Falles, tritt deutlich hervor, dafs die Aposporie hier eine in Verbindung mit anderen abnormen Vorgängen auftretende Mifsbildung darstellt; die von dem abnormen Blatte abgenommenen und weiter kultivierten Adventivsprosse zeigten bis jetzt keine Aposporie, nur an einem fand sich auf einem Blatte der oben erwähnte, als verkümmerte Adventivsprofs gedeutete hornförmige Auswuchs.

Dafs noch weitere Beispiele von Aposporie sich finden lassen werden, ist zweifellos. So beobachtete ich an Prothallien von Trich. Kraussii, welche Herr Garteninspektor Othmer auf Dominica gesammelt hatte, nicht nur apogame Entstehung der Keimpflanzen — was deshalb von Interesse ist, weil bisher Apogamie nur an kultivierten Pflanzen entstammenden Farnprothallien beobachtet wurde —, sondern auch Prothallienbildung aus der Spitze des ersten Blattes einer Keimpflanze, worüber von anderer Seite nähere Mitteilung erfolgen wird. Jedenfalls ergibt sich daraus, dafs Apogamie und Aposporie nicht auf die abnormen Kulturbedingungen unserer Gewächshäuser zurückzuführen sind, wie man teilweise angenommen hat, ebensowenig wie die „Mutationen", die an Farnblättern in Gestalt von Gabelungen u. dgl. auftreten [1]), wobei das Zutagetreten dieser Formen häufig an das Vorhandensein bestimmter Ernährungsbedingungen gebunden ist.

Es wäre von Interesse gewesen zu ermitteln, wie sich bei der Aposporie die Zellkerne verhalten. Theoretisch wäre ja wahrscheinlich, dafs bei dem Übergang des Blattes zur Prothallienbildung eine „Re-

1) Bei Aspl. dimorphum bleiben nicht selten einzelne Fiedern in der Entwicklung zurück und sind abnorm verbogen. Indes handelt es sich hier offenbar um eine durch äufsere Schädigungen herbeigeführte Störung. Auch gelang es nicht, derartige Fiedern zur Prothalliumentwicklung zu bringen.

duktion der Chromosomenzahl“ auf die Hälfte eintrete, wobei freilich dahingestellt bleibt, wie die eigentümliche Mischung der Charaktere von Prothallium und Blatt bzw. der allmähliche Übergang des Blattes in das Prothallium zu erklären ist. Das Material erwies sich aber für cytologische Fragen als wenig geeignet, es mufste die Chromosomenfrage also unentschieden bleiben; sie wird am ehesten zu lösen sein, wenn es gelingen sollte, Aposporie künstlich zu inducieren resp. die Bedingungen kennen zu lernen, unter denen bei Farnen, die latent die Fähigkeit aposporer Entwicklung besitzen, die letztere hervorzurufen.

---

4. Zur Kenntnis der Verbreitung und der Lebensweise der Marchantiaceen-Gattung Exormotheca.

Mit 8 Abbildungen im Text.

Zu den seltensten und sonderbarsten Formen der in vieler Hinsicht so merkwürdigen Marchantiaceen gehört die Gattung Exormotheca, über welche wir H. Graf zu Solms-Laubach eine eingehende Untersuchung verdanken.[1]) Als Standorte von E. pustulosa werden dort angegeben: Madeira und Teneriffa. Solms sagt am Schlusse seiner Abhandlung: „Leider ist heute über die Verbreitung und Herkunft der Gattung noch wenig zu sagen. Da sie sich sowohl auf Madeira als Teneriffe findet, könnte sie ebensowohl paläotropischer als tertiärer Herkunft sein, und dürfte man in letzterem Falle hoffen, sie auf den Azoren, eventuell auch in Portugal oder auf dem marokkanischen Atlas nachweisen zu können. Mir ist dies indessen wenig wahrscheinlich. Ich vermute, das sie dem tropischen Elemente der dortigen Flora angehört und eher auf den Capverden zu suchen sein möchte.“ [2])

Indessen ist Exormotheca tatsächlich in Südeuropa anzutreffen und zwar offenbar dieselbe Art wie die bisher nur von den kanarischen Inseln bekannte Ex. pustulosa. Allerdings ist die Artbezeichnung, so lange nicht die Fruktifikation bekannt ist, selbstverständlich keine sichere. Aber die Verschiedenheiten, welche die Vegetationsorgane unserer Exormotheca gegenüber den von E. pustulosa bekannten aufweisen, scheinen mir so wenig durchgreifende zu sein, dafs vorläufig wenigstens zur Aufstellung eines neuen Artnamens kein Grund vor-

---

1) H. Graf zu Solms-Laubach, Über Exormotheca-Mitten, eine wenig bekannte Marchantiaceengattung. Botan. Zeitung 1897 pag. 1 ff.

2) Stephani (Species hepaticarum) führt als Fundorte auch an: Angola, Ostafrika, Abessinien. In Ostafrika allein ist E. Holstii St. gefunden.

liegt. Das Lebermoos befand sich unter denen, die ich im März 1900 in Ischia und bei Amalfi sammelte. Ich vermag, da die von mir an den hiesigen Garten gesandten Lebermoose nicht getrennt gehalten wurden, nicht zu sagen, ob ich Exormotheca auf Ischia (was mir das Wahrcheinlichste ist) oder bei Amalfi auf dem italienischen Festlande sammelte; da ich seither nicht mehr in diese Gegend kam, mufs ich die Frage zunächst offen lassen. Jedenfalls aber ist das Vorkommen in Süditalien und somit für die europäische Lebermoosflora eine neue Form festgestellt. Ich kultiviere seither die Pflanze und möchte Solms' (der auf getrocknetes Material angewiesen war) Beschreibung in einigen Punkten ergänzen.

Die Pflanzen wuchsen in der Kultur allmählich zu einem dichten Rasen heran, sie gediehen besser, wenn sie mit einer Glasglocke bedeckt waren, als ohne diese. Offenbar sind sie also auf Standorte mit relativ feuchter Luft angewiesen, aber wie unten gezeigt werden soll, ist die Pflanze auch imstande, Trockenheit zu überstehen.

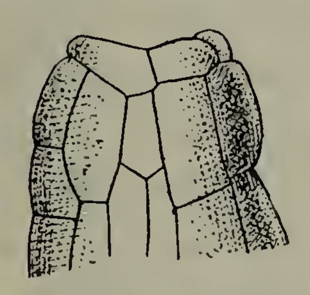


Fig. 1. Exormotheca pustulosa. Oberer Teil eines „Schornsteins" von aufsen. Stark vergr.

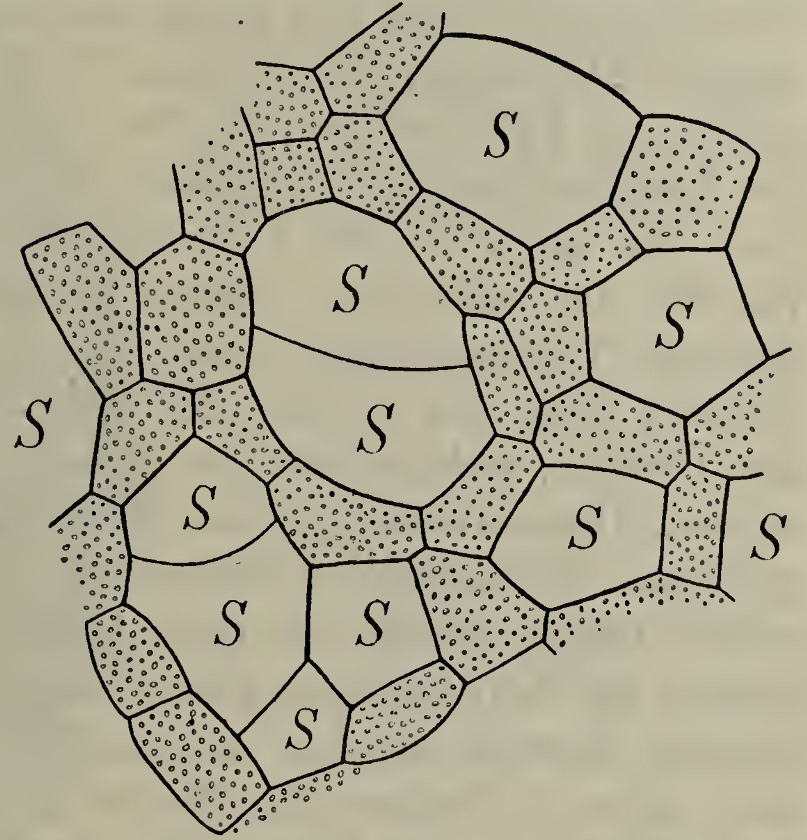


Fig. 2. Exormotheca pustulosa. Stück eines Thallusquerschnitts (vergr.), etwas schematisiert. *S* Schleimzellen zwischen den punktierten stärkeführenden.

Der Thallus besitzt eine Breite von 2—4 mm, ist gabelig verzweigt, wobei die Äste eine Länge von 5 mm meist nicht beträchtlich überschreiten (gelegentlich finden sich auch 1 cm lange), der Querschnitt des Thallus ist stumpf dreikantig, die obere Seite wird vom Assimilationsgewebe eingenommen, die konvexe Seite von einem ziemlich spröden, leicht zerbrechenden Speichergewebe. Dafs die gesammelte Pflanze eine Exormotheca ist, ergibt sich aus ihren eigentümlichen Luftkammern. Diese sind nach aufsen schornsteinförmig vorgezogen, man erkennt leicht mit blofsem Auge den Porus der

Atemöffnung auf der Spitze des Schornsteins; den Rand der Atemöffnung fand ich aber nicht von einem Kranze „kleiner isodiametrischer Zellen“ umgeben, sondern von Zellen begrenzt, deren Höhe bedeutend geringer war als ihre Länge, so dafs also ein wirklicher Saum vorhanden war (Fig. 1). Ich halte es nicht für richtig, die kegelförmigen Hervorragungen als „Stomata“ zu bezeichnen, wie Stephani[1]) — vielleicht veranlafst durch die ganz anders entstehenden „tonnenförmigen“ Atemporen anderer Marchantiaceen — dies tut. Die Stomata sind entwicklungsgeschichtlich von den übrigen Teilen der Epidermis unterschieden, und als Stoma kann man meiner Ansicht nach bei Exormotheca nur den Ring von Zellen bezeichnen, welcher die Atemporen umgibt. Der Kegel, auf welchem die Stomata emporgehoben werden, gehört der Epidermis an; Solms hat dieselbe Auffassung. Betreffs des Assimilationsgewebes ergaben sich keine Verschiedenheiten gegenüber den Angaben von Solms. Über das centrale Gewebe wird von ihm nur angegeben, dafs es aus zahlreichen, lückenlosen Lagen farbloser Parenchymzellen bestehe. In den von mir untersuchten Pflanzen fand sich, aufser der unteren mehrschichtigen Rinde und den Ölzellen, welche auch an anderen Stellen des Thallus auftreten können, Differenzierung in zwei Zellformen: solche, die Stärke in grün gefärbten Stärkebildnern führen, und farblose Zellen mit wasserhellem Inhalt, welche ich nach Analogie mit den übrigen Marchantiaceen für Schleimzellen halte, obwohl es mir nicht gelang, den Schleim deutlich sichtbar zu machen. Diese Schleimzellen kommen nicht selten in bedeutender Menge vor, und zwar so, dafs auf dem Querschnitt die stärkeführenden Zellen ein Netz bilden, dessen Zwischenräume von einem oder mehreren Schleimzellen ausgefüllt sind (Fig. 2). Diese nicht überall vorhandene, in manchen Fällen aber (namentlich an mit Jod gefärbten Präparaten) sehr deutliche Struktur stimmt ganz gut überein mit der Schilderung, welche Lindberg[2]) von seinem Myriorhynchus fimbriatus gibt, den Solms mit Recht zu Exormotheca stellt. Lindberg sagt von der centralen Schicht, sie sei eine „massa cellulosa, laxa et non chlorophyllophora, omnibus suis partibus valde spongiosa ab antris magnis, globosis et creberrimis, ut solum ab interseptimentis unistratis interseparatis“. Solms möchte diese Angabe „auf unvollkommene Aufquellung der betreffenden Partie“ zurückführen, aber offenbar mit Unrecht, denn eine ganz

1) Species hepaticarum pag. 144 „epidermis ob stomata confertissima nulla“.

2) Lindberg, Sandea et Myriorhynchus nova Hepaticarum genera. Acta Soc. pro fauna et flora Fennica vol. II Nr. 5 pag. 8.

analoge Struktur ist bei unserer Exormotheca häufig anzutreffen, wenn auch die „interseptimenta“ zwischen den „antris“ (den Schleimzellen resp. Schleimzellgruppen) nicht immer einschichtig sind. Es ist dies ein Bau, der für Exormotheca eigentümlich ist, wenngleich, wie erwähnt, nicht überall im Thallus die Schleimzellen in solcher Menge und Verteilung vorkommen. Über die oben silberhellen, an ihrer Basis meist dunkelviolett gefärbten Ventralschuppen und ihr aus einer Zellreihe bestehendes Spitzenanhängsel ist nur zu sagen, dafs sie mit dem für E. pustulosa bekannten übereinstimmen; dafs sie an der Basis mehrschichtig sind und dafs Zäpfchenrhizoiden an ihnen entstehen, ist eine Eigentümlichkeit, die auch sonst bei Marchantiaceen vorkommt.

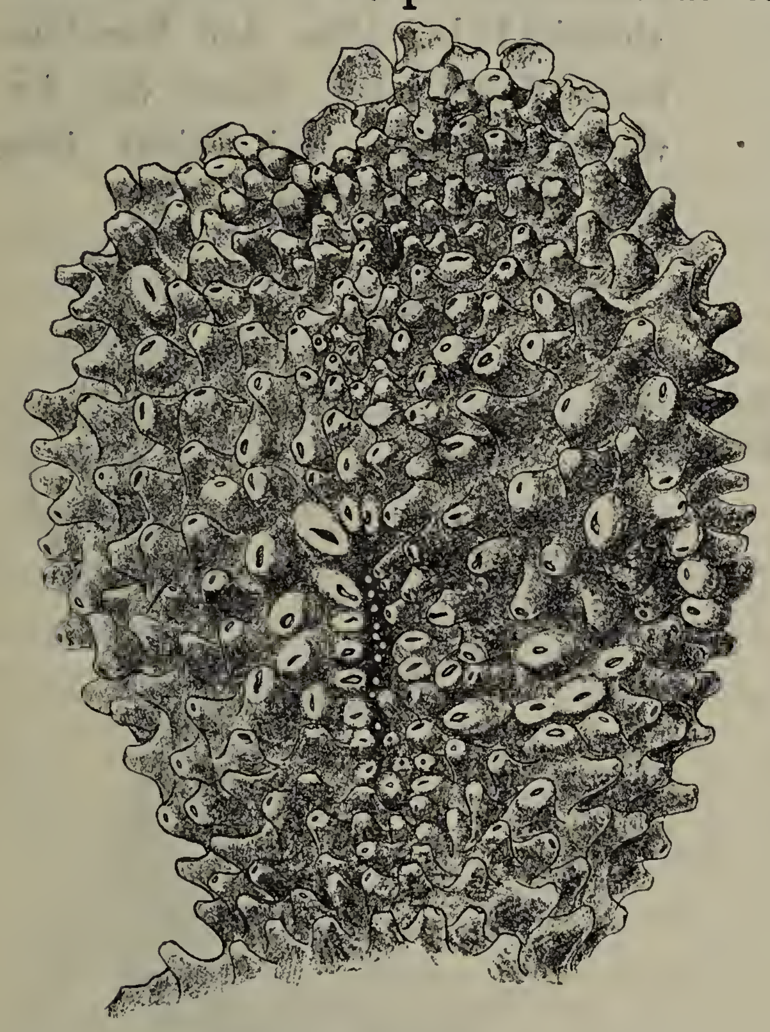


Fig. 3. Exormotheca pustulosa. Thallus mit Antheridienstand von oben. 14fache Vergr.

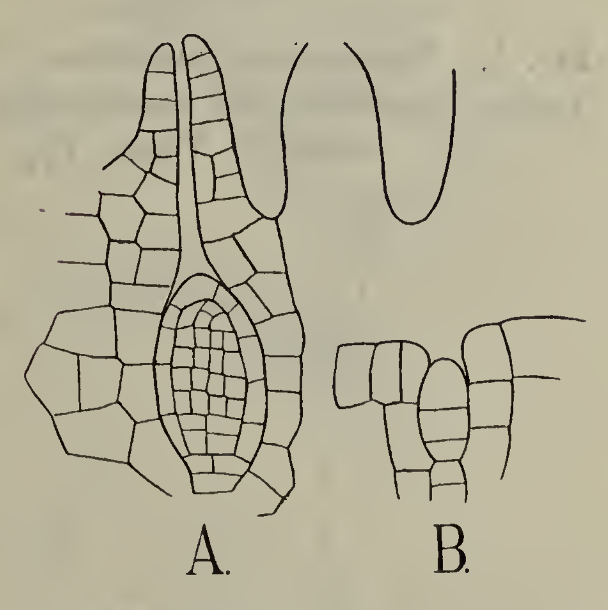


Fig. 4. Exormotheca pustulosa. Längsschnitte durch Antheridien. *A* mittleres, *B* sehr junges Entwicklungsstadium.

Leider entwickelten meine Pflanzen trotz mehrjähriger Beobachtung nur Antheridien, keine Archegonien. Die Antheridien[1]) standen in einer Reihe auf der Mittellinie des Thallus, der nach ihrer Anlegung vegetativ weiterwächst. Dort, wo die Antheridien angelegt werden, ist die Bildung der Luftkammerschicht unterbrochen und man sieht deshalb eine Furche auf der Mitte des Thallus (Fig. 3), auf deren Grund die Ausführungsgänge der Antheridiengruben als reihenweise angeordnete Hervorragungen zu erkennen sind. Exormotheca gehört nämlich zu den Formen, bei welchen sich über den

1) Vgl. auch Solms-Laubach, a. a. O. pag. 10.

Gruben, in welchen die Antheridien stehen, das Thallusgewebe in Form einer langen Röhre erhebt, die bei manchen Riccien, z. B. R. crispatula, besonders auffallend ausgebildet ist (vgl. Fig. 4 und das Jugendstadium Fig. 4 *B*).

Ich habe die Entleerung der Antheridien (welche wahrscheinlich im Herbst stattfindet) nicht beobachtet, möchte aber vermuten, dafs der Antheridieninhalt ausgespritzt wird, wie schon Thuret dies bei Fegatella beobachtet hat. Der lange Ausführungsgang deutet auf ein derartiges Verhalten hin, das sich vielleicht bei allen den Marchantieen findet, bei denen die Antheridienstände sich nicht über den Boden erheben.



Fig. 5. Exormotheca pustulosa. Stück eines Thallus von unten mit beginnender Knöllchenbildung. Vergr. $4^1/_2$.



Fig. 6. Exormotheca pustulosa. Längsschnitt durch ein Knöllchen (vergr.). Der Vegetationspunkt liegt links oben.

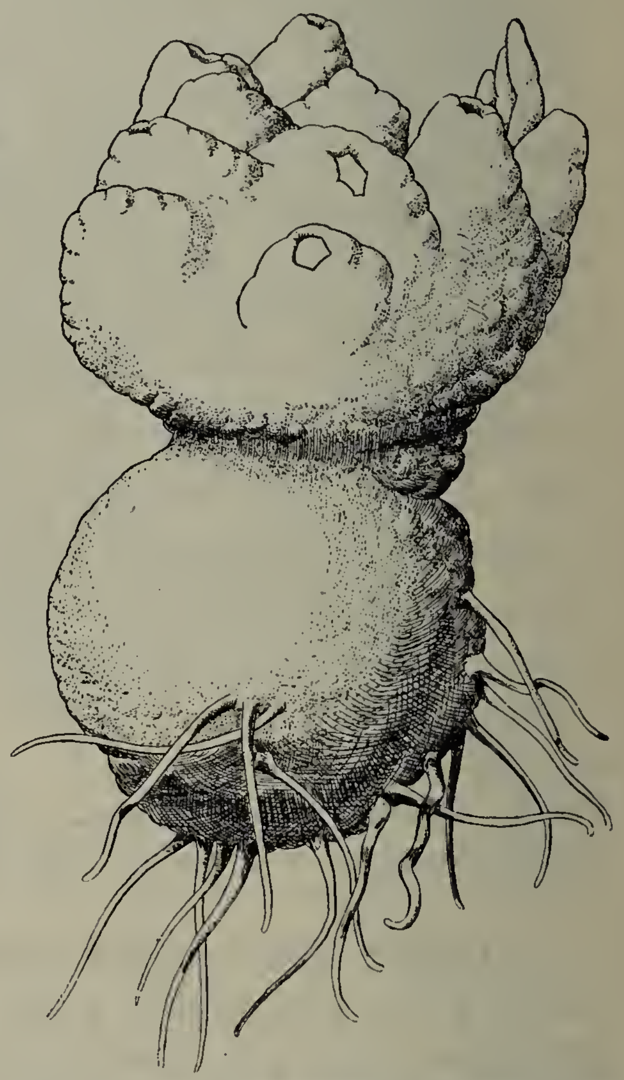


Fig. 7. Exormotheca pustulosa. Ausgekeimtes Knöllchen v. hinten 45fach vergr.

Als die Exormothecakultur anfangs Januar eines der letzten Jahre betrachtet wurde, zeigte sich, dafs aufser den alten Pflanzen neue kleinere aufgetreten waren. Es lag die Vermutung nahe, dafs diese Keimpflanzen seien. Es stellte sich aber heraus, dafs sie aus

Knöllchen hervorgegangen waren, die sich auf der Unterseite des Thallus bilden und zwar auf der mittleren Region (Fig. 5). Man sieht dort Hervorragungen in gröfserer Zahl (auf einem etwa 0,5 cm langen Stücke wurden fünf gezählt). Die Knöllchen brechen leicht ab. Sie sind mit Reservestoffen, namentlich Fett, in ihrem Innern reich versehen, besitzen Rhizoiden und einen Vegetationspunkt, so dafs wir sie als Ventralsprosse betrachten dürfen, welche zunächst in einen Ruhezustand übergehen und dann bei Eintritt günstiger Wachstumsbedingungen, namentlich der nötigen Feuchtigkeit, vermöge ihrer Reservestoffe rasch heranwachsen können (Fig. 7). Wie Fig. 5 zeigt, entstehen die Anlagen dieser Knöllchen zum Teil auch paarweise nebeneinander, sie sind an ihrer weifslichen Färbung leicht kenntlich.

Aufserdem kommt eine Ablagerung von Reservestoffen auch auf der Thallusunterseite unmittelbar unter den terminalen Vegetationspunkten, also eine knollenförmige Verdickung der Thallusenden vor, die sich aber, wenigstens bei meinen kultivierten Exemplaren, von oben betrachtet nicht als ein besonders ausgebildeter Teil der Pflanze abhob; auch starb der hinter dieser Verdickung liegende Teil des Thallus nicht ab. Dies mag aber der Fall sein, wenn die Pflanze einer stärkeren Austrocknung als der in der Kultur ausgesetzt ist. Jedenfalls können wir darin einen Übergang zu der in der Anmerkung erwähnten terminalen Knollenbildung bei Exormotheca Welwitschii sehen.[1])

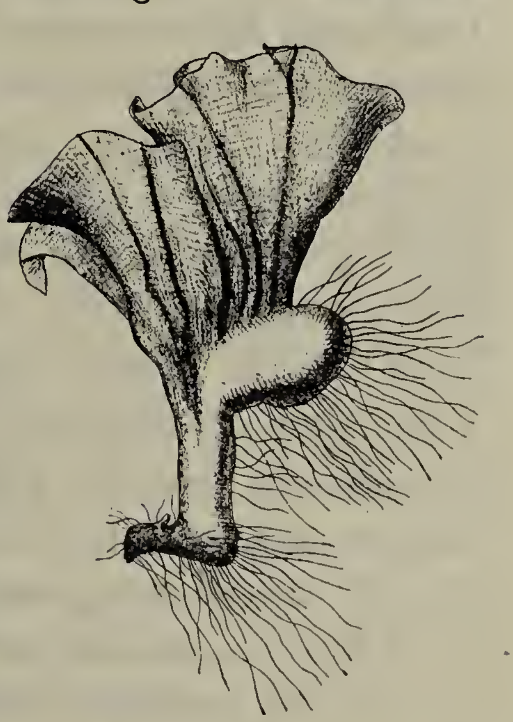


Fig. 8. Petalophyllum Ralfsii. Aus einem Knöllchen erwachsener Thallus, der an der Spitze wieder ein Knöllchen gebildet hat. Seitenansicht, 5fach vergr.

Knöllchenbildung ist bei einer Anzahl von Lebermoosen bekannt[2]); sie tritt besonders reichlich ein z. B. bei dem auf Ischia sehr häufigen Anthoceros dichotomus, aber auch bei anderen Lebermoosen der Mittelmeerregion, so z. B. bei dem merkwürdigen Petalophyllum Ralfsii, welches ich unter Führung von Prof. Trabut im Frühjahr 1904 bei Algier sammelte. Gegen Ende der Vegetationsperiode

1) Stephani (welcher bei Petalophyllum die Knöllchenbildung nicht erwähnt) gibt für Exormotheca Welwitschii St. (Riccia bulbosa Link) an: . . . ramis linearibus, apice tuber clavatum maximum ubique rhiziferum horizontaliter proferentibus (Species Hepaticarum pag. 220). Diese Art wächst in Portugal; es sind somit in Europa zwei Exormotheca-Arten nachgewiesen.

2) Vgl. Goebel, Organographie pag. 291 ff.

unterbleibt die „Flügel"bildung am Thallus, der Vegetationspunkt füllt sich mit Reservestoffen, es bildet sich ein in der Erde liegendes Knöllchen, welches bei Wiederaufnahme der Vegetation nach oben wächst und den als Assimilationsorgan dienenden „Flügel" entwickelt. In Fig. 8 sieht man links unten deutlich den Rest des alten Knöllchens, oben rechts das neue. Besonders grofse (bis 3 mm) Durchmesser erreichende Knöllchen fand ich bei einem anderen algerischen Lebermoos, der prachtvollen Riccia canescens, welche ich auf dem „Löwenberg" bei Oran antraf. Selbst in der Kultur verschwindet hier im Sommer der grofse Thallus vollständig, in der Erde findet man weifsliche Knöllchen, welche dadurch entstanden sind, dafs die Thallusenden nach unten hin stark knollig anschwellen. Eine ganze Anzahl von Lebermoosen besitzt also die Fähigkeit, Trockenzeiten durch unterirdische „Sklerotien" zu überstehen, wie dies ja auch bei den Prothallien einiger Farne (Anogramme) nachgewiesen ist. Eine akrogyne Lebermoosform mit Knöllchenbildung ist bis jetzt nicht bekannt geworden; alle bisher aufgefundenen Fälle gehören teils der Marchantiaceen-Reihe, teils den anakrogynen Jungermannien an. Indes kommt aufser dem nicht vollständig aufgeklärten Falle von Lembidium dendroideum (Organographie pag. 270) Knollenbildung, wie an anderem Orte zu zeigen sein wird, auch bei anderen akrogynen Jungermannien vor, doch scheint sie hier wesentlich seltener zu sein, als bei den anakrogynen.

Kurz zusammengefafst ist das Resultat obiger Notiz:

1. E. pustulosa (oder eine ihr in den vegetativen Merkmalen aufserordentlich nahestehende Form) wächst in Süditalien.

2. Der Thallus besitzt eine Menge von „Schleimzellen" in eigenartiger Verteilung.

3. Die Pflanze gehört zu den knöllchenbildenden Lebermoosen und zwar entstehen Knöllchen teils als Ventralsprosse auf der Mittelrippe (wo sonst keine Sprosse auftreten), teils als Verdickungen des apikalen Teiles des Thallus.

Literatur.

Die Pilze (Fungi) von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein. Unter Beistand von Prof. **Dr. K. W. v. Dalla Torre** und **Ludwig Grafen v. Sarntheim** bearbeitet von Prof. **Dr. Paul Magnus.** Mit Unterstützung der Kais. Akademie der Wissenschaften in Wien. Innsbruck, Verlag der Wagner'schen Universitätsbuchhandlung. 1905.

Das im Titel genannte stattliche Werk bildet den dritten Band der „Flora" von Tirol, welche Prof. v. Dalla Torre und Graf Sarntheim mit unermüd-

licher Energie herausgeben; sie haben auch den Verfasser des vorliegenden Bandes durch Zusammenstellung der bis 1890 erschienenen mykologischen Beobachtungen aus Tirol wesentlich unterstützt. Es sind über 3500 „Pilze“ (einschliefslich der Myxomyceten und Bakterien) aufgezählt und dabei auch eine grofse Anzahl von Beobachtungen des Verf., welcher sich vielfach mit mykologischen Forschungen in Tirol beschäftigt hat, mitgeteilt. — Die weitere mykologische Erforschung des Gebietes hat nun eine Grundlage, auf welcher ergänzend weitergebaut werden kann.

Die europäischen Laubmoose, beschrieben und gezeichnet von **Georg Roth.** 2. Bd. 10. u. 11. Lieferung. Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann. 1905.

Mit der 11. Lieferung ist das umfangreiche Werk abgeschlossen, welches auf 72 Tafeln die sämtlichen europäischen Moose zur Abbildung gebracht hat. Es werden noch einige Nachträge und Berichtigungen gegeben und im Vorwort teilt der Verf. mit, dafs er, vorausgesetzt, dafs sein Buch genügenden Beifall und raschen Absatz finde, auch die exotischen Moose in gleicher Weise bearbeiten zu können hoffe. Das wäre allerdings eine fast ungeheure Aufgabe, deren Ausführung aber gewifs sehr wünschenswert wäre.

Camillo Schneider, Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. Charakteristik der in Mitteleuropa heimischen und im Freien angepflanzten angiospermen Gehölzarten und Farnen mit Ausschlufs der Bambuseen und Kakteen. Dritte Lieferung mit 90 Abbildungen im Text. Verlag von Gustav Fischer in Jena. 1905. Preis 4 Mk.

Behandelt werden Berberideen, Menispermaceen, Magnoliaceen, Calycanthaceen, Lauraceen, Rhocadalis und ein Teil der Rosales. Das ungemein reich mit Abbildungen ausgestattete Werk hat wohl allgemeinen Beifall gefunden.

Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum. Anleitung zu pflanzenphysiologischen Experimenten für Studierende und Lehrer der Naturwissenschaft. Von **W. Detmer.** Mit 163 Abbildungen. Zweite, vielfach veränderte Auflage. Jena, Verlag von Gust. Fischer. Preis brosch. 5 Mk. 50 Pfg., geb. 6 Mk. 50 Pfg.

Rasch ist der ersten Auflage des bekannten Buches die zweite gefolgt, ein Beweis dafür, dafs das Buch einem Bedürfnis entgegenkam und seine Aufgabe in erfolgreicher Weise gelöst hat. Die zweite Auflage bringt im einzelnen manche Verbesserungen; der Verf. hat mit seinen Schülern den ganzen Stoff praktisch durchgearbeitet, was der Darstellung besonders zugute kommt.

Das Pflanzenleben der Alpen, eine Schilderung der Hochgebirgsflora. Von **C. Schroeter.** Zweite Lieferung. Zürich, Verlag von Alb. Raustein. Preis 2 Mk. 80 Pfg.

Die zweite Lieferung des schönen Werkes bringt die Holzpflanzen der alpinen Region zum Abschlufs; sie werden in lebens- und lichtvoller Darstellung nach verschiedenen Richtungen hin ungemein anregend und anziehend geschildert. Am Schlusse beginnt der Verf. mit der alpinen Wiesenflora.

Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas (Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz).

Von **O. Kirchner, E. Loew, C. Schroeter.** Bd. I Lieferung 2 u. 3. Stuttgart, Verlag von E. Ulmer. Subskriptionspreis 3 Mk. 60 Pfg., Einzelpreis 5 Mk.

Die zweite und dritte Lieferung des grofs angelegten Werkes führt die Schilderung der Coniferen weiter, bringt diese aber noch nicht ganz zum Abschlufs, was nicht zu verwundern ist, da sowohl die Lebensverhältnisse als der Aufbau und die geographische Verbreitung eine sehr gründliche und eingehende Darstellung erfahren, wie sie in dieser Reichhaltigkeit sonst wohl kaum anzutreffen ist. Da diese im Interesse der Sache natürlich höchst erwünschte Gründlichkeit ein rasches Erscheinen der Lieferungen nicht tunlich erscheinen liefs, haben die Herausgeber sich entschlossen, eine Reihe von Mitarbeitern beizuziehen, die auf dem Umschlag angeführt sind; einer dieser Mitarbeiter (Rikli) hat in der dritten Lieferung Pinus Cembra bearbeitet.

Die Pflanze, ihr Bau und ihre Lebensverhältnisse. Gemeinverständlich dargestellt von **Dr. Th. Engel** und **Karl Schlenker.** Ravensburg, Verlag von Otto Maier. 12 Lieferungen à 60 Pfg.

Wie weit es den Verf. gelungen ist, „in die geheimnisvolle Werkstätte der allzeit schaffenden Natur, in das Leben der Zellen usw.“ einzudringen, mögen einige wenige Beispiele zeigen. pag. 28 werden die Knöllchen von Ficaria als „unterirdische Stengelgebilde“ erklärt, pag. 32 desgleichen die Georginenknollen, pag. 41 wird erwähnt, dafs auch der Laie bei Ginkgo bald merkt, dafs das „Blatt“ dieses schönen Baumes lediglich aus zusammengewachsenen „Nadeln“ bestehe, „wie denn auch der Baum gleich allen seinen Genossen, den Coniferen, richtige Zapfen trägt.“ pag. 273: „In der Samenanlage findet sich nämlich ein mit Flüssigkeit erfülltes Bläschen, die sog. Eizelle, die selbst wieder eine winzige Öffnung zeigt, den sog. Keimmund.“ Wird hier die Samenanlage mit der Eizelle verwechselt, so wird in der beistehenden Fig. 103 der Embryosack als Ei bezeichnet. Dies ist weiter nicht überraschend, da schon in Fig. 48 die „Kopulation männlicher und weiblicher Produkte auf dem Vorkeim von Farnkräutern“ dargestellt, die Abbildung aber eine Vaucheria ist! — Nach diesen Proben ist es wohl unnötig die Frage zu erörtern, ob die Verf. zur Abfassung eines populären Buches mit den nötigen Kenntnissen ausgerüstet waren oder nicht.

Flora der Schweiz. Zum Gebrauch auf Exkursionen, in Schulen und beim Selbstunterricht. Bearbeitet von Prof. **Dr. A. Schinz** und **Dr. Rob. Keller.** Mit Figuren. Zweite vollständig umgearbeitete und stark vermehrte Auflage. I. Teil, Exkursionsflora. Verlag von Alb. Raustein. Zürich 1905. Preis 6 Mk.

Das sehr kompendiös ausgestattete und leicht auf Exkursionen mitnehmbare Buch ist in erster Linie für die Schüler der mittleren und höheren Unterrichtsanstalten bestimmt. Der erste Band enthält neben den Bestimmungsschlüsseln die Beschreibungen der Familien, Gattungen, Arten und Unterarten; „Spielarten“ und Bastarde sollen im zweiten Teil besprochen werden. Eine gröfsere Anzahl von Spezialisten haben sich an der Bearbeitung beteiligt. Eine Anzahl von Abbildungen erleichtert namentlich Anfängern das Verständnis der Beschreibungen.

K. G.

Über die Austrocknungsfähigkeit gekeimter Samen und Sporen.

Von Franz Rabe.

A. Einleitung.

Die Resistenz pflanzlicher Organismen gegen extreme Einflüsse bildet ein Forschungsgebiet, das auch in neuerer Zeit vielfach studiert wurde. Bietet es doch die Möglichkeit, den vitalen Eigenschaften des Plasmas, jenen Eigenschaften, die von jeher das höchste Interesse aller Naturforscher erweckt haben, in ihrer Erkenntnis näher zu kommen. Physikalische Einflüsse auf die Organismen, wie Temperatur, Licht, Austrocknung etc. sind es neben chemischen, die uns wichtige Aufschlüsse über die Eigenschaften der Zellen liefern, nicht zum mindesten die Austrocknung, da ihrer Einwirkung die Pflanzen auch in der freien Natur sehr häufig ausgesetzt sind. Sobald eine unzureichende Wasserversorgung stattfindet, geht die Lebenstätigkeit der Pflanzen zurück, und je mehr Wasser die Zellen bei einer eintretenden Austrocknung verlieren, desto mehr werden sie in ihren physiologischen Funktionen gestört. Das verdunstende Wasser stammt zum gröfsten Teil aus dem Plasma, welches immer ein mehr oder minder grofses Quantum Imbibitionswasser, ohne das es nicht aktionsfähig ist, enthält. Dieses Imbibitionswasser kann bis zu einem gewissen Grade vom Plasma abgegeben werden, wobei nur eine Sistierung der Lebenstätigkeit erfolgt. Sehr deutlich tritt das z. B. bei den Samen der höheren und den Sporen vieler niederer Pflanzen zutage. Diese vertragen die weitgehendste Austrocknung und setzen in ihrer Trockenstarre allen möglichen Einflüssen, welche den turgescenten Pflanzenteilen schädlich sein würden, die gröfste Resistenz[1]) entgegen. Eventuell läfst sich das Imbibitionswasser auch vollständig beseitigen, ohne dafs die Lebensfähigkeit der Zelle zerstört wird, denn es kann die Austrocknung im Exsiccator über H_2SO_4 [2]) oder P_2O_5 [3])

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysioyl., II. Aufl. 1901, Bd. II pag. 324; ferner Kurzwelly: „Über die Widerstandsfähigkeit trockener pflanzlicher Organismen gegen giftige Stoffe". Jahrb. f. w. Bot. Bd. 38, 1902, und die dort citierte Literatur.

2) Saussure, „De l'influence du dessèchement sur la germination de plusieurs graines alimentaires" in Annal. des sc. nat. 1827, Bd. X pag. 70 ff. — Schröder, „Die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen" in Pfeffers Untersuchungen a. d. Bot. Instit. z. Tübingen 1886, Bd. II pag. 1—52.

3) Kochs, „Kann die Kontinuität der Lebensvorgänge zeitweilig völlig unterbrochen werden?" Biolog. Zentralblatt 1890, Bd. 10, pag. 673.

künstlich noch weiter getrieben werden, als sie die Natur bewirkt, so dafs fast alles Imbibitionswasser entzogen wird und mit den uns zur Verfügung stehenden Mitteln während langdauernder Beobachtung eine Atmungs-, mithin Lebenstätigkeit nicht mehr nachzuweisen ist, und doch bleiben viele derartig scharf ausgetrocknete Samen und Sporen keimfähig. Allerdings behalten sie ihre Keimfähigkeit nicht unbegrenzt, denn in absehbarer Zeit — in 1—10 Jahren, selten nach noch längerer Zeit[1]) — gehen sie aus ihrem inaktiven, scheintoten Zustand ebenso wie die vegetativen Organe, in den leblosen über. Unter den vegetativen Pflanzen und Pflanzenteilen gibt es zwar auch einige, die völlige Lufttrockenheit vertragen, z. B. Moose, Flechten und einige Algen[2]), aber die meisten haben sich als ungleich weniger resistent erwiesen. Je nach der Anpassung an ihre Lebensweise ertragen sie einen mehr oder weniger grofsen Wasserverlust verschieden lange. Gewissermafsen einen Übergang zwischen Vegetativ- und Dauerzuständen in der Resistenz bilden angekeimte Samen, von denen bisher im allgemeinen so viel bekannt ist, dafs ihre Austrocknungsfähigkeit mit dem Fortschreiten des Keimstadiums abnimmt, dafs die Tötung von Wurzeln noch nicht den ganzen Keimling vernichtet, sondern dafs statt der abgestorbenen Wurzeln bei erneuter Wasserzufuhr Adventivwurzeln aus Basalteilen der alten oder aus anstofsenden Stengelteilen reproduziert werden können und dafs bei einer Beschädigung der Plumula als Ersatz des Sprosses bereits vorhandene Achselknospen zur Ausbildung gelangen können.[3]) Wissenschaftliche Untersuchungen hierüber sind aber bisher in geringerer Anzahl angestellt, als über die Resistenz ungekeimter Samen und Sporen, wiewohl jene Frage nach der Lebensfähigkeit gekeimter und wieder getrockneter Samen auch in praktischer Hinsicht bedeutungsvoll ist. Zum Teil finden sich sogar widersprechende Angaben in der Literatur über diesen Gegenstand. Deshalb wird es nicht unangebracht sein, die Austrocknungsfähigkeit speziell gekeimter Samen einer eingehenderen Prüfung zu unterziehen. Auf Anraten meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Pfeffer, entschlofs ich mich, dieser Frage näher zu treten, um durch zusammenfassende Untersuchungen

1) Siehe Pfeffer, l. c. II pag. 327, und Nobbe, Samenkunde 1876 pag. 370.

2) Schröder, l. c. pag. 15.

3) Siehe Frank, „Krankheiten der Pflanzen", II. Aufl. 1895, pag. 263, und Detmer, „Vergleichende Physiologie des Keimungsprozesses der Samen", 1880, pag. 533.

und Ausdehnung derselben auf gekeimte Farn-, Moos- und Pilzsporen unsere Kenntnisse in dieser Beziehung zu erweitern.

B. Literatur.

Kein geringerer als Th. de Saussure (l. c.) hat zuerst diesen Gegenstand mit grofser Exaktheit im Anfang vorigen Jahrhunderts behandelt. Er liefs ein Jahr alte Samen unserer hauptsächlichsten Kulturpflanzen zwischen feuchten Schwämmen, die für ganz kleine Samen mit einer Filtrierpapierschicht bedeckt waren, bis zu bestimmten Stadien keimen, dann an der Luft trocknen, bis kein Gewichtsverlust mehr nachzuweisen war (2—3 Monate), und diejenigen, welche dieser Prozedur widerstanden und keimfähig blieben, hinterher noch vier Wochen in einem luftleer gemachten Exsiccator über H_2SO_4 weiter austrocknen. Im Stad. I waren die Wurzeln halb so lang wie der Same, im Stad. II ebenso lang, oder etwas länger als der Same, aber die Plumula war noch nicht hervorgebrochen, und im dritten Stadium war die Plumula eben aus der Schale befreit. Genau war diese Trennung der Keimstadien nicht einzuhalten, da einige Samen, wie z. B. Weizen und Roggen, zugleich mit der Wurzel ihre Plumula entfalten, während bei anderen hinwiderum die Plumula sehr lange von den Kotyledonen bedeckt bleibt. Die meisten Samen von Stad. I vertrugen die Austrocknung an der Luft[1]), im zweiten und dritten Stadium blieben nur wenige lebendig, wie Triticum und Secale und gegenüber Schwefelsäuretrockenheit erwiesen sich nur die ersten Stadien von Triticum, Secale, Hordeum und Brassica resistent. Viele erlitten eine Verzögerung ihres neuen Wachstums, namentlich die des zweiten und dritten Stadiums, deren Wurzeln abstarben und durch neue ersetzt wurden. Näheres über die Reproduktion von Wurzeln ist nicht angegeben worden. Die Lebensdauer der gekeimten Samen wurde aber durch das Austrocknen bereits an der Luft derartig herabgedrückt, dafs nach einem Jahr kein einziger Same seine Lebenstätigkeit wieder aufnahm. Manche Keimlinge der Cerealien, jedoch nur lufttrockene unterhalb des dritten Stadiums, vertrugen sogar eine mehrfache Wiederholung von Austrocknung und Wiedergewinn der Turgescenz.

Hierauf sich beziehende Versuche von Nowoczek[2]) an Weizen, Gerste, Hafer, Mais, Raps, Lein, Erbsen und Rotklee ergaben, dafs

1) Genauere Angaben Tab. IV.

2) „Über die Widerstandsfähigkeit junger Keimlinge". Wissensch. prakt. Unters. etc. herausg. v. F. Haberlandt, 1875, Heft I, pag. 122ff.

nach sechsmaligem Austrocknen bei 15—20° von Weizen noch 1%, Gerste 4% und Hafer noch 8% der Samen ihren Keimprozefs fortsetzten. Diese auf den ersten Blick hin frappant erscheinende Tatsache verliert aber an Bewunderung, wenn man berücksichtigt, dafs die erste Trocknung bereits nach dem Einquellen der Samen begonnen wurde, so dafs nach dem sechsten Wechsel von Austrocknung und Vegetation die Keimung noch nicht weiter als bis zum dritten Saussure'schen Stadium vorgerückt war. Aufserdem ist die Dauer der Trocknung nicht angegeben. Aus den Daten, zwischen welchen je eine Trocknung und Weiterkeimung stattfand, zu schliefsen, sind die Keimlinge 8, höchstens 14 Tage getrocknet worden. Immerhin entspricht diese Methodik des Austrocknens am ehesten der natürlichen, und man begreift, von wie hoher biologischer Bedeutung es ist, dafs gerade die Cerealiensamen auch bei diesen Versuchen sich resistenter zeigten, als alle anderen. Die bei der wiederholten Austrocknung zugrunde gegangenen Wurzeln wurden mehrmals neu gebildet. Der erste Blatttrieb der Cerealien vertrocknete, die inneren Blätter aber wuchsen weiter.

In teilweisem Widerspruch mit den Versuchsergebnissen der beiden vorigen Autoren stehen die Resultate, welche v. Tautphöus[1]) erzielte. Eben angekeimte und wieder getrocknete Samen von Mais, Erbse, Bohne, Wicke und Lupine büfsten ihre Lebensfähigkeit ein. Von Gerste, Roggen und Weizen wuchsen nur diejenigen zum gröfsten Teil weiter, bei welchen nur Wurzeln entwickelt gewesen waren; wenn sich auch die Plumula entwickelt hatte, so ging die Mehrzahl der Keimlinge zugrunde. Anderthalb Zentimeter dürfte die Plumula nicht überschreiten. — Ferner bestätigten v. Tautphöus' Versuche an Roggen und Gerste die Angabe Saussures, dafs selbst die jüngsten Keimlinge nach einjähriger Austrocknung ihre Lebenskraft verlieren.

Marek[2]) experimentierte mit angekeimten Samen von Weizen, Erbse, Lein, Rübsen und Pferdebohne, die er vor dem Trocknen nicht nach der Entwicklungsgröfse, sondern Entwicklungszeit auswählte und zwar nach 2-, 3-, 4- und 10 tägiger Keimung. Er berücksichtigte dabei die Widerstandsfähigkeit grofser und kleiner Keimlinge, benutzte aber von jeder Sorte blofs 6 Samen (3 grofse und 3 kleine).

---

1) „Die Keimung der Samen bei verschiedener Beschaffenheit derselben." München 1876.

2) „Das Saatgut und dessen Einflufs auf Menge und Güte der Ernte", Wien 1875, pag. 159ff.

Natürlich ist diese Anzahl zwecks allgemeiner Schlufsfolgerung viel zu gering, ebenso wie die Auswahl der Keimlinge nach der Zeit, wegen ungleicher Evolution, nicht zu billigen ist. Ferner ist auch bei Marek über die Trockendauer nichts angegeben. Es heifst nur: „Die gekeimten Samen wurden im Wärmezimmer getrocknet und nach abgetrocknetem Zustande wieder zur Keimung ausgelegt.“ Bis zum konstanten Gewicht wurde sicher nicht getrocknet, da bei den 10 Tage alten Keimlingen die Stengel nach dem Trocknen noch feucht waren. Nach 2, 3 und 4 Tagen hatten die Keimlinge gewöhnlich das 1.—3. Saussure'sche Stadium erreicht, nach 10 Tagen dieselben aber bedeutend überholt. Weizen hatte nach 10 Tagen eine Plumula von 12,1 cm, Pisum eine solche von 8,4 cm und eine Radicula von 8 cm. Nichtsdestoweniger wuchsen 2 vom Weizen weiter und 1 von Pisum mit Entwicklung von Axillarknospen. Gekeimte Lein- und Rübsensamen erwiesen sich als nicht resistent. Marek schenkte indes zuerst dem Reproduktionsvermögen der ausgetrockneten Keimlinge gröfsere Aufmerksamkeit, indem er zeigte, dafs statt der abgestorbenen Wurzeln neue aus den Wurzelanlagen des Hypokotyls oder dem Stamminternodium gebildet werden und dafs die Plumula gröfsere Resistenz besitzt, als die Wurzeln. Die Plumula wird, wenn sie abstirbt, durch Entwicklung vorhandener Achselknospen ersetzt.

Ehrhardt[1]) führte Versuche an gekeimtem Roggen aus. Er liefs Roggen in 15 aufeinanderfolgenden Stufen ankeimen und wieder lufttrocken werden. Im 9.—11. Stadium (Plumula im Maximum 19 mm, Wurzeln durchschnittlich 37,5 mm), welche ungefähr dem Saussure'schen dritten Stadium entsprechen, waren noch 54—56 % entwicklungsfähig. Im 12.—15. Stadium (Plumula 45 mm, Wurzeln 75 mm) blieben 4 % der Keimlinge resistent.

Sehr genaue Versuche in dieser Richtung wurden von Will[2]) angestellt. Gekeimte Samen von Gerste, Hafer, Roggen, Weizen, Rotklee, Erbse, Wicke und Buchweizen wurden — unter genauer Mafsangabe — in sechs verschiedenen Stadien bis zum konstanten Gewicht an der Luft getrocknet (15—20 Tage), worauf ihre Wachstumsfähigkeit mit teilweiser Berücksichtigung verschiedener Varietäten prozentualiter

1) Deutsche landw. Presse 1881, VIII. Jahrgang, No. 76. „Wie verhält sich die Keimfähigkeit bei ausgewachsenem Getreide?“

2) „Über den Einflufs des Einquellens und Wiederaustrocknens auf die Entwicklungsfähigkeit der Samen, sowie über den Gebrauchswert ‚ausgewachsener‘ Samen als Saatgut.“ Nobbe, Landw. Versuchsst., 1883, Bd. 28, pag. 51 ff.

festgestellt wurde. Die Stadien III—VI entsprachen dem Saussureschen ersten bis dritten. Die Trocknung nach 12stündigem Quellen (Stadium I) schädigte gar nicht, nach 24stündigem wenig, nach der Auskeimung aber mehr und mehr „proportional dem vorgerückten Keimstadium". Die monokotylen Samen erwiesen sich resistenter als die dikotylen, unter ersteren wiederum z. B. die Cerealien besser als Mais, unter den dikotylen Wicken und Rotklee besser als Buchweizen und Erbsen. Statt der abgestorbenen Wurzeln und Knospen wurden meist Seitenwurzeln resp. Achselsprosse erzeugt.

Nach Bonnier[1]) erholten sich von Weizen-, Bohnen-, Schminkbohnen-, Erbsen- und Maiskeimlingen in einem Stadium, das dem 3. Saussure'schen entspricht, nach 24stündiger Trocknung bei 35° alle, nach längerer Austrocknung an der Luft bis zum konstanten Gewicht aber gar keine aufser Weizen. „Wenn Wurzel und Plumula sich nicht selbst erholten, so bildeten sich neue Adventivwurzeln und -sprosse" sagt auch er.

Nach Schröder[2]) ertrugen die Keimlinge unreifer Samen von Hordeum vulgare, Triticum durum und T. spelta in allen drei Saussure'schen Stadien 10wochenlanges Austrocknen über Schwefelsäure. In 2—4 Tagen setzten sie ihre Wachstumtätigkeit fort, und aufser den Wurzeln, die durch Adventivbildungen ersetzt wurden, starben an ihnen keine Pflanzenteile ab.

Will teilt (l. c. pag. 54) mit, dafs noch einige Berichte über Feldanbauversuche an „ausgewachsenem" Getreide vorliegen. Er bemerkt aber dazu ganz richtig, dafs ausgewachsenes Saatgut aus Keimlingen verschiedenen Entwicklungsgrades gemengt besteht und im Felde so viel unkontrollierbaren Einflüssen ausgesetzt ist, dafs derartige Versuche im Gegensatz zu den Versuchen im künstlichen Keimbett keine wissenschaftlich brauchbaren Aufschlüsse geben. —

Während über die Resistenz ungekeimter Sporen zahlreiche Arbeiten vorliegen[3]) sind die Angaben über eben gekeimte Pilzsporen nur spärlich. Über gekeimte Moos- und Farnsporen ist in dieser Hinsicht überhaupt nichts näher untersucht. Hoffmann[4]) stellt nach

1) Note sur la réviviscence des plantules desséchées. Rev. gén. de Bot. 1892, pag. 193—201.

2) Schröder, l. c. p. 13.

3) Die Literatur hierüber ist zu finden bei Schröder, Pfeffer, Kurzwelly l. c. l. c.

4) Untersuchungen über die Keimung der Pilzsporen. Jahrb. f. w. Bot. 1860, Bd. II, pag. 329.

seinen Versuchen die Austrocknung des Keimfadens der Uredineen für das Weiterwachsen als absolut tötlich hin.

Schröder (l. c. pag. 34) sagt: „Fäden von Penicillium glaucum, Phycomyces nitens, Mucor mucedo, selbst wenn sie eben erst aus der Spore hervorgegangen waren, fand ich schon nach ganz geringer Austrocknung desorganisiert."

Zopf[1]) behauptet, dafs vegetative Fäden und Conidienträger schon durch wenigstündiges, sicher durch mehrtägiges Austrocknen absterben, und dafs die höchst zartwandigen Promycelien der Rost- und Brandpilze schon nach $^1/_2$—1stündigem Trockenliegen zugrunde gehen.

Nordhausen[2]) konstatierte, dafs völliges Austrocknen junger Pilzkeimschläuche auf dem Objektträger schon nach wenigen Minuten tötlich ist. Sogar den Keimfäden parasitärer Pilze, z. B. Botrytisarten, auf Blättern wurde der Aufenthalt in einem Raum, der noch 60 % relative Feuchtigkeit besafs, zum Verderben.

Nach einigen orientierenden Versuchen an Aspergillusconidien erwähnt Lode[3]) nebenbei, dafs die Widerstandsfähigkeit der Mycelien „sicherlich nicht gröfser, sondern vermutlich viel kleiner" sei als bei den Conidien.

Ebenso ist bei Pfeffer[4]) nur allgemein angegeben: „analog, wie bei den Samen, wird bei dem Keimen der austrocknungsfähigen Sporen von Penicillium, Phycomyces, Mucor, Uredo ein Keimschlauch gebildet, der durch Wasserentziehung getötet wird."

In neuerer Zeit hat sich Duggar[5]) beiläufig mit der Austrocknungsfähigkeit gekeimter Sporen von Botrytis vulgaris und Aspergillus flavus beschäftigt und gibt nur einen kurzen Bericht über seine Resultate. Die auf Nährlösung gekeimten Sporen wurden abfiltriert und auf dem Filter getrocknet. Von Botrytis waren nach 24 Stunden alle tot, von Aspergillus nach 20 Tagen die meisten noch lebendig, nach 65 Tagen ungefähr die Hälfte, nach 100 Tagen alle tot.

Bei Abschlufs meiner Untersuchungen kamen mir noch 2 diesbezügliche Notizen zu Gesicht, die ich hier vorläufig nur kurz erwähnen

1) „Pilze" in Schenks Hdbch. d. Bot., 1890, Bd. IV, pag. 487.

2) „Beiträge zur Biologie parasitärer Pilze", Jahrb. f. w. Bot., 1899, Bd. 33, pag. 29.

3) „Studien über die Absterbebedingungen der Sporen einiger Aspergillusarten." Archiv f. Hygiene, 1902, Bd. 42, pag. 121.

4) Pfl.-Physiol., II. Aufl., II, pag. 325.

5) „Physiological. Studies with Reference to the germination of certain fungous spores," Botanical Gazette Vol. XXXI, 1901, pag. 65.

will. Es hat Gatin-Gruzewska[1]) konstatiert, dafs Teile von Pilzen verschiedener Polyporusarten nach 4—10tägiger, von P. lucidus sogar nach dreimonatiger Austrocknung bei 37° noch lebendig waren, indem er die gemessene Respirationsintensität als Kriterium des Wiederauflebens der Pilze benutzt hat.

Ferner ist eine Mitteilung von C. Wehmer[2]) zu finden, wonach sich eine submerse Mycelflocke (alter Bodensatz) von Mucor hiemalis aus einer 2½ Jahre alten, nach und nach eingedickten Zuckerlösung in neuer Nährlösung weiterentwickelte.

Vergegenwärtigen wir uns, dafs es bei Moosen, Pilzen, Bakterien etc. Objekte gibt, die im vegetativen Leben ein Austrocknen vertragen[3]), so dürfen wir wohl vermuten, dafs auch im Keimstadium befindliche Sporen, analog den Samen, in Anpassung an ihre Aufgaben, eventuell einer Austrocknung widerstehen können, wie denn überhaupt der Zweck der Einrichtungen im Pflanzenreich eine hervorragende Rolle spielt, demzufolge vielfach nur gewisse Entwicklungsphasen der Pflanzen austrocknungsfähig sind. Dafs und inwieweit unsere Annahme bezüglich der Resistenz gekeimter Sporen zutrifft, werden wir später sehen.

C. Methodisches.

Bevor wir zum speziellen Teil übergehen, seien noch kurz einige Bemerkungen über die angewandte Methodik eingeschaltet. Als einfachste und beste Keimapparate, die zugleich eine ständige, bequeme Be-

---

1) „Résistance à la desiccation de quelques Champignons." Comptes Rendus de l'Acad. d. Sciences, 1904, T. CXXXIX, No. 24, pag. 1040—42.

2) „Über die Lebensdauer eingetrockneter Pilzkulturen." Bericht. d. d. bot. Ges.", 1904, Bd. XXII, pag. 476—8.

3) Über Pilze vgl. Schröder und Gatin-Gruzewska l. c. Bei manchen Pilzen veranlafst partielles Austrocknen zuweilen Bildungen von Dauerzuständen. (Nägeli, Die niederen Pilze, 1877, pag. 28, Schröder l. c. 35.) Aufserordentlich resistent sollen z. B. die vegetativen Zellen der Saccharomycesarten sein (nach Schröder l. c. 35, zwei Jahre lang, und Will, Zentralblatt f. Bakteriologie II. Abt. 1900, Bd. 6, pag. 226, sechs Jahre), und von Bakterien sind die vegetativen Formen verschiedener Arten teils kurze, teils auch sehr lange Zeit austrocknungsfähig. Bact. Termo z. B. bleibt nach Eidam („Die Einwirkung verschiedener Temperaturen und des Eintrocknens auf die Entwicklung von Bact. Termo" in Cohns Beitr. z. Biol. Bd. I, pag. 223) getrocknet sieben Tage lebendig, der Tuberkelbazillus nach Fischer aber 2—3 Monate. (Vorlesungen über Bakterien. II. Aufl., 1903, pag. 110). Ebendaselbst ist übrigens eine Aufstellung über die Lebensdauer staubtrockner, sporenloser, pathogener Bakterien zu finden, ebenso bei M. Ficker („Über Lebensdauer und Absterben von pathogenen Keimen" in Zeitschrift für Hygiene und

obachtung der Keimlinge zuliefsen, erwiesen sich mit Fliefspapier ausgelegte feuchte Kristallisierschalen, in welchen etwas oberhalb der wasserbenetzten Bodenfläche mit Filtrierpapier bedeckte Glasscheiben auf Glasunterlagen (Petrischalenhälften) ruhten. Natürlich stand das Papier in Verbindung mit der dauernd nassen Bodenfläche. Nach der Keimung wurden die Samen in Filtrierpapierkästen teils an der Luft in einem Raum von ca. 20° C. und durchschnittlich 45 % relativem Feuchtigkeitsgehalt getrocknet, teils in einem Exsiccator über H_2SO_4. Im folgenden wollen wir deshalb, analog der Schröderschen Ausführung, zur Unterscheidung beider Methoden einfach von Luft- und Schwefelsäuretrockenheit sprechen.

Die sehr kleinen Samen, sowie die Moos-, Farnsporen etc., wurden auf 1 cm hohen, glatten Gipsblöcken, welche bis zur halben Höhe in Knoop'scher Nährlösung standen und von einer tubulierten, wattebepfropften Glasglocke verdeckt waren, keimen gelassen. Wenn die Keimung erfolgt war, wurden die Sporen resp. Samen mitsamt den Gipsblöcken getrocknet und bei späteren Prüfungen einfach wieder in Nährlösung gestellt. Zu Beobachtungen konnten die Blöcke in toto unter das Mikroskop gesetzt werden, für genauere Untersuchungen aber liefsen sich Proben mit der Nadel leicht herunternehmen.

Die Pilzsporen wurden im Hängetropfen in einer feuchten Glaskammer, welche zur Erhaltung konstanter Konzentration des Tropfens die gleiche Nährlösung auf dem Boden enthielt, zur Keimung gebracht und direkt auf dem Deckgläschen teils an der Luft, teils über H_2SO_4 eintrocknen gelassen und zwar in sterilen, zwecks Schaffung einer rauhen Unterlage mit Fliefspapier ausgelegten Petrischalen. Bei der Aussaat wurden die Sporen in den betreffenden Nährlösungen suspendiert und diese soweit verdünnt, dafs in jeden Hängetropfen nicht mehr wie 30 Sporen, meist 10—15, gelangten. Flüchtige Skizzen von der Lage und Gröfse der Keimlinge sofort nach dem Wiederbefeuchten dienten dazu, um mit Sicherheit zu erkennen, welche Mycelfäden weiterwuchsen und welche nicht, oder wo etwa eine vor dem Trocknen ungekeimte Spore zu keimen begannn. Denn meist waren die Sporen ein und desselben Nährtropfens in der Entwicklung sehr ungleich und manche noch gar nicht ausgekeimt, bevor sie zum Trocknen ausgesetzt wurden.

Infektionskrankheiten, 1898, Bd. 29, pag. 5). Vgl. ferner De Bary, Vergl. Morph. u. Biol. d. Pilze, 1884, pag. 515, u. Flügge, Microorganismen, III. Aufl. 1896, Bd. I, pag. 445.

D. Spezieller Teil.

I. Versuche an Samen.

1. Prüfung der bekannten Tatsachen mit Berücksichtigung der Reservestoffentleerung und Reproduktionstätigkeit der Keimlinge.

Da die Samen, von gewissen Arten abgesehen, nach blofsem Quellen eine Austrocknung ohne Schaden vertragen, so wurde bei unseren Versuchen zur Unterscheidung der Entwicklungsstufen der Keimlinge die Saussure'sche Trennung (siehe pag. 255) ungefähr innegehalten. Indes sei über die genaue Gröfse der hervorgewachsenen Teile in den drei verschiedenen Stadien eine Tabelle beigefügt.

Tab. I. Entwicklungsstadien der Keimlinge vor der Trocknung.

Art	Stadium	Anzahl der Wurzeln	Länge d. Radicula resp. Radicula + Hypocotyl in mm	Länge d. Plumula in mm	Art	Stadium	Anzahl der Wurzeln	Länge d. Radicula resp. Radicula + Hypocotyl in mm	Länge d. Plumula in mm
Avena sativa	I	1	5—10	—	Lup. lut. et coerul.	I	1	5	—
	II	1—3	15—20	—		II	1	10—15	—
	III	1—3	30—40	5—10		III	1	20—30	—
Secale cereale	I	1	2—5	2	Lupin. alb.	I	1	5	—
	II	1—3	10—15	5		II	1	20	—
	III	1—3	20—30	10—15		III	1	30—40	—
Triticum vulgare	I	1	2—5	—	Pisum sativ.	I	1	3	—
	II	1—3	10	2—4		II	1	10—15	—
	III	1—4	20—30	5—10		III	1	20	2
Hordeum distichum	I	1	1—3	—	Cucurbita Pepo *	I	1	10—15	—
	II	1—2	10—15	—		II	1	30	—
	III	2—4	20—30	5—10		III	1	40—50	—
Linum usitat.	I	1	1—2	—	Ricinus communis *	I	1	5	—
	II	1	4—5	—		II	1	10	—
	III	1	20—30	—		III	1	20—30	—
Brasica Napus et Sinapis alba	I	1	1	—	Phaseolus multiflor. *	I	1	10	—
	II	1	4	—		II	1	30	—
	III	1	10	—		III	1	50	—
Helianthus annuus	I	1	3	—	Vic. faba maior	I	1	10	—
	II	1	10	—		II	1	20	—
	III	1	30	—		III	1	30	5
Vicia sativa	I	1	3	—	Vic. faba minor	I	1	5	—
	II	1	10	—		II	1	10—15	—
	III	1	20	4		III	1	20—30	2

Bei den mit einem * versehenen Arten hatten sich bereits Seitenwurzeln zu entwickeln begonnen.

Zunächst wurde eine Prüfung der bisher bekannt gewordenen Resultate vorgenommen. Gekeimte Samen [1]) von Triticum vulgare, Hordeum distichum, Avena sativa, Brassica Napus, Sinapis alba, Lupinus albus und luteus, Helianthus annuus, Cucurbita Pepo, Vicia faba maior et minor, Mirabilis Jalapa, Phaseolus multiflorus, Linum usitatissimum und Pisum sativum wurden nach dreiwöchiger Lufttrockenheit [2]) 24 Stunden in Wasser quellen gelassen und dann in feuchtes Sägemehl gepflanzt. Das Ergebnis zeigt Tab. II.

Tab. II. Resistenz gegen 3wöchige Austrocknung an der Luft.

	Triticum			Hordeum			Avena mit Spelzen			Brassica			Sinapis			Lup. albus			Helianthus		
Stadium	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Prozentzahlen der Weitergewachsenen: sofort [3])	100	100	79	100	100	10	60	47	—	60	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—	—
später [4])	—	—	18	—	—	31	24	18	20	40	—	—	—	—	—	100	11	—	61	—	—
in Summa	100	100	97	100	100	41	84	65	20	100	—	—	100	—	—	100	11	—	61	—	—

Im dritten Stadium hatten alle unter der Austrocknung gelitten, zum mindesten war eine Wachstumsverzögerung eingetreten. Stad. II und III von Brassica, Sinapis und Helianthus erholte sich überhaupt nicht, von Lup. albus nur schwach, dagegen war Stad. I fast aller Keimlinge resistent geblieben, nur Avena und Helianthus hatten an Keimzahl verloren. Die übrigen, als Cucurbita, Vic. fab. maior und minor, Mirabilis, Phaseolus, Linum, Pisum, Lup. luteus gingen zugrunde und verfaulten. Das wahrscheinlich etwas zu feucht gewesene Sägemehl hatte sich für diese als Keimbett nicht bewährt; ebenso liefs sich hierin der Ersatz etwa abgestorbener Teile nicht deutlich verfolgen, deshalb wurden die getrockneten Keimlinge bei anderen Versuchen in die unter C beschriebenen Keimapparate gelegt.

Zu weiteren Versuchen wurden die gleichen Samenarten verwendet wie oben, ferner Samen von Secale cereale, Ricinus communis, Vicia sativa, Lupinus coeruleus, Pferdezahn- und Körnermais. Keimlinge aller drei Stadien wurden teils an der Luft, teils [5]) über H_2SO_4

1) Zu allen Versuchen wurden von den kleinen Samen, z. B. den Gramineen und Cruciferen ca. 100—200 Stück, von den gröfseren, z. B. den Leguminosen, ca. 30—50 Stück verwendet.

2) Nach Will (l. c. pag. 55) ist vollständige Lufttrockenheit nach 15—17 Tagen erreicht, während Saussure 1 Monat angibt.

3) Deutliche Weiterentwicklung ohne oder höchstens mit 1—2 Tagen Verzug.

4) Deutliche Weiterentwicklung nach 3—14 Tagen.

5) Letztere Portion wurde 1 Monat an der Luft, darauf $2^1/_2$ Monate im Exiccator getrocknet, zusammen = $3^1/_2$ Monate.

$3^1/_2$ Monate lang getrocknet und dann nach halbtägigem Quellen in Wasser[1]) unter gleichen Bedingungen wieder in Keimapparate gelegt.

Tab. III. Prozentzahlen der nach $3^1/_2$-monatiger Luft- und Schwefelsäuretrockenheit weitergewachsenen Keimlinge.

Der * bedeutet, dafs noch eine Anzahl einzelner Kotyledonen resistent war, die aber keine vollständige Pflanze reproduziert hatten.

Art	Stad. I		Stad. II		Stad. III	
	Luft	H_2SO_4	Luft	H_2SO_4	Luft	H_2SO_4
Triticum vulgare . . .	92	22	86	24	89	56
Secale cereale . . .	54	4	30	5	55	7
Avena sativa ohn. Spelzen	56	21	15	—	34	—
Avena sativa mit Spelzen	22	—	21	—	25	—
Hordeum distichum . .	50	4	6	—	15	—
Sinapis alba	100	100	3	—	—	—
Brassica napus . . .	54	37	20	6	—	—
Helianthus annuus . .	63*	31*	19*	—*	—	—
Körnermais .	56	—	31	—	—	—
Pferdezahnmais . . .	22	—	—	—	—	—
Pisum sativum . . .	75	—	—	—	—	—
Linum usitatiss. . .	15*	2	—*	—	—	—
Lupinus coeruleus . .	40*	31*	—*	—	—	—
Lupinus luteus . . .	13*	4*	—*	—*	—	—
Lupinus albus . . .	20*	—	—*	—	—	—
Vicia sativa	7	—	—	—	—	—
Phaseolus multiflorus .	—*	—*	—*	—*	—*	—
Cucurbita Pepo . . .	—*	—*	—*	—	—	—
Vicia faba maior et min.	—	—	—	—	—	—
Ricinus communis . .	—	—	—	—	—	—

Tab. IV. Nach Saussures Resultaten zum Vergleich angefertigte Tabelle über die Resistenz d. Keimlinge gegen $2^1/_2$monatige Lufttrockenheit.

+ bedeutet: Weiterwachstum zum gröfsten Teil.
— bedeutet: Absterben aller Keimlinge.

Art	Stad. I	Stad. II	Stad. III
Triticum hybridum . .	+	+	+
Secale cereale . . .	+	+	+
Avena ohne Spelzen . .	+	—	—
Avena mit Spelzen . .	—	—	—
Hordeum vulgare . . .	+	+	—
Sinapis alba	+	+	—
Brassica oleracea. . .	+	+	—
Polygonum fagopyrum .	+	2/3 +	wenige +
Mais . . .	+	—	—
Ervum leus .	+	+	—
Pisum (sechs Wochen getrocknet) .	1/3 +	1/3 +	—
Cannabis sativa . . .	+	—	—
Lactuca sativa . . .	+		
Trifolium repens . . .	1/5 +	—	—
Lepidium sativum . .	wenige +	wenige +	
Vicia sativa	+	+	1/2 +
Phaseolus multifl. . .	—	—	—
Pastinaca sativa . . .	1/4 +	—	—

Die von Saussure geprüften, nicht resistent befundenen Spezies sind ausgelassen worden.

1) Infolge schnellerer Wasseraufnahme von den getrockneten Keimlingen genügt nach Will (l. c. pag. 56) eine 2stündige bis $^1/_2$tägige Wiedereinquellung.

Da die Keimlinge in der Tab. III möglichst nach ihrer Resistenzfähigkeit geordnet sind, so läfst sich leicht überblicken, welche Samen in angekeimtem Zustande ein Austrocknen am besten vertragen. Es sind wieder in erster Linie die Gramineen, dann die ölreichen Samen von Brassica, Sinapis, Helianthus und darauf die Leguminosen. Phaseolus und Cucurbita waren zwar zu der Entwicklung einer vollständigen Pflanze unfähig, zeigten aber in den Kotyledonen ihre Erhaltung durch starke Reproduktionstätigkeit an. Nur Ricinus communis, Vicia faba maior und minor hatten alles Leben verloren.

Ein Vergleich mit den in der nebenstehenden Tabelle IV angeführten Resultaten Saussures läfst erkennen, dafs die resistenten Samenarten beiderseits die gleichen sind. Wenn die Untersuchungen anderer Autoren bei den einzelnen Spezies teils günstigere, teils ungünstigere Resultate ergaben — bei Mareks Versuchen erwies sich z. B. Linum überhaupt nicht resistent —, so ist das wohl nur auf ungleiche Methodik zurückzuführen. Die einen Forscher haben kürzere Zeit getrocknet als die anderen und diese vielleicht ein vorteilhafteres Keimblatt als jene verwendet. Ferner waren die Keimstadien nie die gleichen und nicht zum mindesten mag die Varietät [1]) der verwendeten Samensorten die Ursache des ungleichen Erfolges gewesen sein. Nicht zu vergessen sind auch die Störungen der Keimversuche durch Pilze, was v. Tautphöus besonders hervorheben zu müssen glaubt. Denn wenn sich auch im allgemeinen die Keimlinge, die einmal nach dem Austrocknen lebendig geblieben sind, unter günstigen Bedingungen erhalten, so ist doch nicht zu verkennen, dafs manche von ihnen nur durch Verschimmelung oder durch Bakterienwirkung zugrunde gehen. Tatsächlich wurden bei meinen Versuchen durch Waschen, rechtzeitiges Entfernen verfaulter Teile und Umlegen in ein neues Keimbett viele Pflänzchen vor dem Untergang bewahrt und es ist sicher, dafs durch sorgfältigste, womöglich sterile Behandlung sich bedeutend höhere Keimzahlen erzielen lassen. Denn aufser Triticum und Secale, die nach der Lufttrockenheit ihre Evolutionstätigkeit sogar schneller wieder begannen als bei der ersten Keimung [2]), erholten sich alle Keimlinge erst nach 2—10 und noch mehr Tagen, und innerhalb dieser Zeit konnten sie durch Pilze stark geschädigt werden. Gerade die Durchbruchstellen der Wurzeln durch die Samen-

---

1) Vgl. Will, l. c. pag. 55 u. 78.

2) Ist ebenfalls von Will (l. c. pag. 55) beobachtet an Gerste, Hafer, Roggen und Weizen.

resp. Fruchtschale wurden am meisten von Pilzen befallen. Von einer sterilen Behandlung der Samen und Keimlinge wurde aber wegen der damit verknüpften Schwierigkeiten abgesehen.

Dafs in unserem Versuch schon die Dauer der Trocknung einen Rückgang der Keimfähigkeit bewirkt hat, geht daraus hervor, dafs bei einem anderen Versuch blofs sechs Wochen lang an der Luft getrocknete Keimlinge von Triticum und Secale im 2. und 3. Stadium noch bis zu 97 % wachstumsfähig waren. (Siehe Tab. V.)

Tab. V. Resistenz gegen sechswöchige Austrocknung an der Luft.

Es wuchsen weiter von	Stad. I	Stad. II	Stad. III
Triticum		97 %	96 %
Secale		96 %	97 %
Vic. fab. maior . .	—	—	—
Vic. fab. minor . .	—	—	—

Aufserdem ist auch aus Tab. II und III ersichtlich, dafs die Zahl der $3^1/_2$ Monate lang getrockneten, resistent gebliebenen Keimlinge erheblich hinter der drei Wochen lang getrockneter zurückbleibt, dafs also die Dauer der Austrocknung von entschiedenem Einflufs auf die Wiedererweckung der Lebenstätigkeit ist, wie dies schon von Saussure (l. c. pag. 81) hervorgehoben worden ist. Die negativen Resultate an Vic. fab. maior et minor und Ricinus beweisen zugleich, dafs solche Keimlinge, welche nach drei Monaten überhaupt kein Leben mehr aufweisen, gewöhnlich schon durch kürzere, völlige Lufttrockenheit zugrunde gehen, dafs also die Resistenz gegen Austrocknung im angekeimten Zustand auch von einer spezifischen Eigenart der Samen abhängig ist.

Aus Tab. III geht ferner hervor, dafs der Einflufs stärkerer Wasserentziehung durch $2^1/_2$monatige Austrocknung im Schwefelsäure-exsiccator ein ganz bedeutender ist. Im 1. Stadium sind Triticum, Secale, Hordeum, Avena, Brassica, Sinapis, Helianthus, Linum, Lupin. luteus und coeruleus resistent geblieben, aber — aufser Sinapis (100 %) — mit erheblichem Rückgang der Keimzahl, im 2. Stadium blofs Secale, Triticum und Brassica, im 3. nur noch Secale und Triticum. Übrigens haben meine Keimlinge innerhalb $2^1/_2$ Monaten im Exsiccator nicht mehr Wasser abgegeben, als die Saussures und Schröders über H_2SO_4, nämlich durchschnittlich 10 %.

Tab. VI. Wasserverlust lufttrockener Keimlinge nach $2^1/_2$monatigem Aufenthalt im Schwefelsäureexsiccator.

Art	Stad. I %	Stad. II %	Stad. III %	Art	Stad. I %	Stad. II %	Stad. III %
Triticum . .	8,53	7,93	8,53	Pisum . . .	8,91	4,24	9,03
Secale . . .	8,41	8,40	8,36	Körnermais .	8,36	9,78	10,53
Avena mit Spelzen . .	8,00	8,41	8,20	Pferdezahnmais . . .	7,50	7,61	7,38
Avena ohne Spelzen . .	9,48	11,29	9,28	Phaseolus. .	7,50	8,00	10,44
Hordeum . .	8,17	7,61	7,31	Vic.fab.maior	7,87	9,07	8,34
Sinapis . .	4,62	5,88	6,82	Vic.fab.minor	8,39	8,61	9,16
Brassica . .	3,75	1,54	4,58	Vic. sativa .	7,88	8,18	8,30
Helianthus .	5,85	4,58	5,49	Lup. lut. . .	10,43	12,33	11,83
Linum . . .	6,07	5,45	3,85	Lup. alb. . .	13,39	8,53	8,55
Cucurbita . .	4,95	5,04	3,05	Lup. coerul. .	8,13	8,28	8,38

Meist haben die lufttrockenen Keimlinge im Exsiccator weitere 8—10 % ihres Gewichtes an H_2O verloren, die ölhaltigen Samen, wie Sinapis, brassica, Helianthus, Linum und Cucurbita aber blofs ca. 3—6 %, und auf den ersten Blick möchte es scheinen, als sei in dem geringen Wasserverlust ihre verhältnismäfsig grofse Resistenz zu suchen. Dagegen spricht aber der Umstand, dafs in den einzelnen Stadien keine nennenswerten gesetzmäfsigen Differenzen vorliegen, trotz sehr verschiedener Resistenz. Saussure behauptet, dafs die Resistenzfähigkeit gekeimter Samen weniger von dem Grade als hauptsächlich von der Dauer der Austrocknung abhängt, weil die Samen binnen kürzerer Zeit im Exsiccator mehr Wasser verlieren als binnen längerer an der Luft, ohne abzusterben. Das ist wohl richtig, dennoch dürfte dieses Urteil zu einseitig sein. Denn es ist unzweifelhaft, dafs die über H_2SO_4 getrockneten Keimlinge infolge gröfseren Wasserverlustes viel früher ihr Leben einbüfsen als die lufttrockenen.[1] Sicher sind für die Resistenz der Keimlinge sowohl die Dauer als auch der Grad des Austrocknens mafsgebend. Wer von beiden eine gröfsere Rolle spielt, mag dahingestellt bleiben.

Die mikroskopische Untersuchung der getrockneten Keimlinge ergab, dafs die hervorgewachsenen Teile der Wurzeln und des Hypo-

1) Vgl. auch Schröder l. c. pag. 49.

kotyls durch die Austrocknung stets abgestorben waren. Das Plasma derselben war vollständig deformiert und zur Plasmolyse unfähig. Die Zellen der Plumulae liefsen sich sofort nach der Trocknung und Wiederbenetzung, ebenso wie im frischen Zustand, nur unscharf oder gar nicht plasmolysieren, so dafs ihre Erhaltung erst durch neue Vegetation erkannt werden konnte. Zwar hatte im 2. und 3. Stadium die Translokation der Reservestoffe in der Nähe des Skutellum bei den Gräsern, bei den Dikotylen in der Nähe der Kotyledonarstiele (bei Phaseolus auch am Rande und in der Mitte der Keimblätter) begonnen, doch waren die nur teilweise entleerten Zellen nach der Trocknung meist nicht plasmolysierbar. Dafür bezeugten die Keimblätter der resistent gebliebenen Dikotylen ihr Leben durch Ergrünen und mehr oder minder starkes Eigenwachstum, verbunden mit reproduktiver Tätigkeit. So weit, wie die Zellen der Kotyledonen teilweise entleert waren, trat die Fäulnis oft und sehr schnell ein, während die noch nicht oder wenig entleerten Zellen nach dem apikalen Ende der Kotyledonen zu nur ganz successive von ihr ergriffen wurden. Es gab Fälle, wo die Plumula tagelang lebendig blieb, obwohl die ihre Basis umgebenden Zellen der Reservestoffbehälter längst verfault waren. Daraus darf man schliefsen, dafs letztere Zellen bereits durch das Trocknen zum gröfsten Teil ihr Leben eingebüfst hatten, dafs also die Resistenzfähigkeit der Keimlinge mit dem Verschwinden der plastischen Nährstoffe abnimmt. Die kausale Bedingung zum Absterben dieser Zellen wird aber wahrscheinlich weniger die Entleerung von Reservestoffen sein, als vielmehr, wie wir später sehen werden, die damit verknüpfte Zustandsänderung des Plasmas.

Einzelbesprechung.

Triticum, Secale, Hordeum, Avena.

Wie schon erwähnt, zeichneten sich durch die gröfste Resistenzfähigkeit, namentlich im 2. und 3. Stadium, sowie gegen Schwefelsäuretrockenheit die Cerealienkeimlinge aus und unter ihnen wieder Triticum und Secale mehr wie Hordeum und Avena. Lufttrockener Weizen blieb bis zu 92 % lebensfähig (siehe Tab. III), schwefelsäuretrockener aber blofs bis 24 % im 2. und 56 % im 3. Stadium. In beiden letzteren hatten aufserdem noch je 13 % weiterzuwachsen begonnen, waren aber bald zugrunde gegangen. Ebenso waren von schwefelsäuretrockenen Gerstekeimlingen aufser den lebensfähig gebliebenen im 1. Stadium 17 % und im 2. Stadium 14 % eine Zeitlang weitergewachsen, um dann abzusterben. Merkwürdigerweise erholte

sich Triticum und Secale bei vorgeschrittenerem Keimstadium, namentlich nach Schwefelsäuretrockenheit, in gröfserer Anzahl als in den Anfangsstadien. Den gleichen Fall hat schon Ehrhardt (l. c.) an luftrockenen Secale-Keimlingen beobachtet. Während in seinem siebenten Stadium (Plumula 9 mm) 54 % der getrockneten Keimlinge weiterwuchsen, taten es im achten 78 %. Woran das liegt, ist nicht ohne weiteres einzusehen. Nicht minder auffallend ist es, dafs vor dem Trocknen von den Spelzen befreite Avena-Keimlinge in gröfserer Anzahl weiterwuchsen, als solche mit Spelzen, wie es auch Saussure schon bemerkt hat. Über H_2SO_4 blieb angekeimter Hafer mit Spelzen überhaupt nicht resistent. — An allen Getreidekeimlingen, die sich erholten, blieb der Vegetationspunkt unversehrt, meist sogar die ganze Plumula. Bei Triticum und Secale kam es im zweiten und dritten Stadium nur vereinzelt vor, dafs die Plumularscheide und das erste Blatt anfaulten. In solchen Fällen wuchs das nächstinnere Blatt schneller weiter. Bei einigen Exemplaren, wo die Blätter mehrmals abwelkten, wurden diese immer vom nächsten Blatt überholt, bis schliefslich eins intakt blieb und dann erst traten neue Seitenwurzeln aus dem inzwischen stark verbreiterten Gewebestück zwischen Stengel- und Wurzelbasis hervor. Die mikroskopische Prüfung eines solchen Exemplars zeigte, dafs bereits eine Achselknospe im Wachsen begriffen war, welche die alte Plumula ersetzt hätte, falls der Vegetationspunkt abgestorben wäre. Die ursprünglichen Wurzeln faulten stets ab und wurden durch neue Adventivwurzeln ersetzt, die aus dem ersten Stamminternodium hervorsprofsten.

Mais.

Gelber Körnermais und Pferdezahnmais war gegen Schwefelsäuretrockenheit überhaupt nicht resistent. Die lufttrockenen Keimlinge des Körnermais aber wuchsen im ersten Stadium bis 56 %, im zweiten bis 31 % weiter und reproduzierten Ersatzwurzeln aus dem stark angeschwollenen Internodium zwischen Stengel- und Wurzelbasis statt der abgestorbenen. Lufttrockener Pferdezahnmais blieb nur im 1. Stadium bis zu 22 % resistent.

Linum.

Während bei Linum die Zahl der wirklich lebensfähigen Keimpflanzen eine sehr geringe blieb (15 % im ersten Stadium), war die Mehrzahl der Kotyledonen nach dem Trocknen lebendig und reproduktionsfähig. Die Wurzeln waren stets abgestorben und statt ihrer wurden neue aus dem sehr schnell wachsenden Hypokotyl gebildet. Oft war auch das Hypokotyl mit der Plumula aus der Mitte der Kotyle-

donenansätze herausgefault, und doch wuchsen beide lose zusammenhängende Kotyledonen allein weiter und erzeugten Callusgewebe, aus welchem dann sehr bald Wurzeln hervorschossen.[1]) In einem Falle, wo die Kotyledonen selber schon angefault waren, kamen zwei neue Wurzeln hinter dem absterbenden Gewebe direkt aus der Keimblattoberfläche heraus. Vielfach war die Fäulnis so weit vorgeschritten, dafs die beiden Kotyledonen nach der Entfernung aus der schleimigen Schale auseinanderfielen. Wurden sie dann vom fauligen Gewebe befreit und in ein neues Keimbett gelegt, so bildeten sie an der Schnittfläche erst Callus und dann Wurzeln. Einige wuchsen und ergrünten, ohne Wurzeln zu reproduzieren, lebten jedoch nicht lange. In Erde gepflanzt hielten sich die bewurzelten Kotyledonen drei Monate lang, um dann allmählich abzusterben. Nur die, welche eine intakte Plumula gehabt hatten, bildeten eine entwicklungsfähige Pflanze. — Die Schwefelsäuretrockenheit ertrugen nur 2 % des ersten Stadiums. 18 % dieser Kotyledonen verhielten sich aber, was die Reproduktion anbetrifft, ebenso wie die lufttrockenen. Im zweiten Stadium wurde nur Lufttrockenheit von einigen Kotyledonen ertragen und im dritten Stadium waren die ganzen Keimlinge sämtlich zugrunde gegangen. Übrigens mufsten alle Keimlinge künstlich aus der Schale befreit werden, da sie sonst verfault wären.

Brassica. Sinapis.

Sehr resistent verhielt sich Sinapis in Stad. I sowohl gegen Luft- wie gegen Schwefelsäuretrockenheit (100 %), während von Brassica nur ungefähr die Hälfte an Zahl zur weiteren Entwicklung fähig war. Dafür war letztere aber im zweiten Stadium resistenter als Sinapis. Im dritten Stadium gingen sämtliche Keimlinge von beiden zugrunde. Ihre im ersten Stadium kaum 1 mm lange Wurzel schien lebendig geblieben zu sein, doch war bei näherer Beobachtung zu sehen, dafs eine Regeneration derselben stattfand.[2]) Bei den Objekten des Stad. II wurden die vertrockneten Wurzeln durch neue, aus plagiotropen Anlagen im Hypokotyl hervorwachsende, aber infolge von verändertem Geotropismus die Richtung der Hauptaxe einnehmende Adventivwurzeln zunächst beiseite gedrängt[3]) und dann nach und nach von

---

1) Vgl. Sorauer, Pflanzenkrankheiten 1886, II. Aufl., Bd. I pag. 533, und Pfeffer, Physiol. II, pag. 156. II. Aufl.

2) Über die Unterscheidung von Regeneration und Reproduktion siehe Pfeffer, Physiol., II. Aufl., Bd. II pag. 204.

3) Vgl. Simons Versuche an frischen dekapitierten Wurzelspitzen. Jahrb. f. w. Bot. 1904, Bd. XL pag. 138, „Unters. üb. d. Regeneration der Wurzelspitze".

dem rapid wachsenden neuen Gewebe verschluckt, so dafs der ganze Reproduktionsvorgang einer Regeneration täuschend ähnlich sah und auch hier die ursprüngliche Wurzel lebendig geblieben zu sein schien. In Wirklichkeit waren an allen Keimlingen die Wurzeln, soweit sie hervorgewachsen waren, bereits durch das Trocknen getötet.

Helianthus.

Von Helianthus waren im ersten Stadium 63 % der luftrockenen Keimlinge zu erneuter Vegetation fähig, im zweiten 19 % und im dritten gar keine. Die Wurzeln waren abgestorben, wurden aber (im Stad. I) durch neue, aus dem Hypokotyl entspringende Seitenwurzeln, die oft in die Richtung der Hauptachse rückten, ersetzt und in das Gewebe des stark in die Länge und Dicke wachsenden Hypokotyls aufgenommen, ähnlich wie bei Sinapis und Brassica. Auch hier erweckte es den Anschein, als wäre die erste Wurzel lebendig geblieben. War auch das Hypokotyl abgestorben, wie meist im zweiten Stadium, so trat eine mächtige glockenförmige Verdickung der Kotyledonenansatzstiele ein, aus denen sich an der Unterseite neue Wurzeln entwickelten. Gewöhnlich war in diesen Fällen auch die Plumula mit zugrunde gegangen, und so kam es, dafs bei einem Keimling auf der Oberfläche des einen Keimblattes in der Nähe des Ansatzstieles eine neue Plumula reproduziert wurde. In Erde gepflanzt, starb dieser Keimling leider bald ab, wie alle übrigen stark reproduzierenden Keimlinge nach und nach ihre Lebenstätigkeit einstellten, die ihre Plumula mitsamt den Achselknospen verloren hatten. Einzelne, sogar bis zur Hälfte ihrer Länge abgeschnittene, vom fauligen Gewebe befreite Kotyledonen wuchsen unter Ergrünen bis zur doppelten Gröfse und bildeten Callus und Wurzeln. Kein einziger von diesen war aber imstande, eine vollständige Pflanze zu reproduzieren. Innerhalb sechs Wochen starben sie allmählich ab. — Die über H_2SO_4 getrockneten Keimlinge verhielten sich bezüglich ihrer reproduktiven Tätigkeit ebenso wie die lufttrockenen, nur war kein einziger von ihnen komplett resistent geblieben. Im Stad. I blieben 67 %, im Stad. II 12 % der Kotyledonen lebendig, im Stad. III gar keine.

Lupin. coerul., albus und luteus.

Unter den Lupinenkeimlingen zeichneten sich besonders die von Lup. coeruleus durch Resistenzfähigkeit aus, in zweiter Linie Lup.

Ferner Prantl, „Über die Regeneration des Vegetationspunktes der angiospermen Wurzel", Morphol. Abhdlg., Leipzig 1872, und Pfeffer, Physiol., II. Aufl., Bd. II, pag. 207.

luteus und in dritter erst Lup. albus, wenn auch alle nur im ersten Stadium entwicklungsfähige Pflanzen lieferten. Im zweiten Stadium blieben nur Kotyledonen lebendig und im dritten waren alle Teile der Austrocknung erlegen. Hier war mikroskopisch deutlich ersichtlich, dafs im zweiten und dritten Stadium die Zellen der Wurzel, des Hypo- und Epikotyls, sowie eines Teiles der Kotyledonen schon vor dem zweiten Aufenthalt im Keimbett tot, also durch Austrocknen vernichtet waren. Im ersten Stadium waren die Wurzeln ebenfalls abgestorben. Sie faulten ab und wurden durch neue aus dem Hypokotyl entspringende ersetzt. Bei manchen Keimlingen, wo ein Teil des Hypokotyls mit abgestorben war, verdickte sich der noch lebensfähige Rest desselben zu einem Stumpf, welcher ebenfalls Wurzeln reproduzierte. Einige Exemplare vegetierten nur mit einem Kotyledon weiter, da der andere, abgestorbene, entfernt worden war. War auch das Epikotyl angegriffen, so konnte eine vollständige Pflanze nicht mehr erhalten werden, obwohl die rechtzeitig von den verfaulten Teilen befreiten Kotyletonen noch sechs Wochen lang frisch und grün blieben, Callus und Wurzeln erzeugten. Selbst Kotyledonen, denen über $^1/_4$ ihres Volumens weggeschnitten war, blieben viele Tage lang lebendig, allerdings ohne neues Gewebe zu produzieren. Sobald aber die in Fäulnis geratenen Teile nicht rechtzeitig entfernt wurden, starb der ganze Kotyledon rasch ab. Andrerseits sind auch Fälle zu verzeichnen, wo das Epikotyl intakt blieb und nur die primären Laubblätter abwelkten. Dann entwickelten sich aus ihren Achselknospen neue Blätter und wenn diese auch abstarben, wieder neue, wobei eine im Vergleich zur Länge anormale Verdickung des Stengels, sowie der Kotyledonenstiele auftrat. Obwohl derartige Keimlinge die potentielle Fähigkeit zur Entfaltung einer normalen Pflanze besafsen, starben sie, in Erde gepflanzt, doch bald ab. Meist wurde bei diesen eine höchst mangelhafte Wurzel reproduziert und vielleicht war dies mit ein Grund des Absterbens.

Von den schwefelsäuretrockenen Keimlingen des ersten Stadiums verhielten sich nur wenige von L. coeruleus und L. luteus resistent, während ihre Kotyledonen noch in ziemlich beträchtlicher Anzahl lebendig blieben und in ihren Reproduktionen ein den lufttrockenen analoges Verhalten zeigten.

Leider liefs sich plasmolytisch nicht mit Sicherheit feststellen, ob im zweiten und dritten Stadium die primären Blätter der Plumula mit dem Vegetationspunkt unversehrt geblieben waren. Sie hatten bei der ersten Keimung kaum eine Spur von Streckung oder Wachstum

angezeigt und boten nach dem Trocknen das gleiche Aussehen wie vordem. Da aber unter erneuten Keimungsbedingungen bei verschiedenen Keimlingen eine deutliche Streckung, sowie Ergrünen der Plumularblätter beobachtet wurde, während der ganze übrige Teil des Samens der Fäulnis unterlag, so ist anzunehmen, dafs die Plumularblätter mit dem eingeschlossenen Vegetationspunkt in den vorgeschritteneren Stadien tatsächlich nicht abgestorben waren, sondern nur nicht zur Entfaltung kommen konnten.

Pisum.

Von Pisum waren nur im ersten Stadium 75 % der lufttrockenen Keimlinge zu neuer Vegetation fähig. Im zweiten und dritten Stadium waren zwar mehrere Plumulae lebendig geblieben, konnten aber nicht weiterwachsen, weil durch Abfaulen der Kotyledonarstiele ihre Verbindung mit den Reservestoffbehältern unterbrochen war. Mit dem Ergebnis der mikroskopischen Untersuchung, wonach die Zellen aller Teile, aufser der Wurzel und teilweise der Kotyledonarstiele, sich plasmolysieren liefsen, also resistent geblieben waren, stimmte die Tatsache überein, dafs im neuen Keimbett die alte Wurzel sofort abfaulte, die Plumula aber meist fortlebte, bis zu 10 % sogar im zweiten und dritten Stadium, wo die Plumula während des Trocknens zwischen den auseinandergeklafften Kotyledonen ziemlich frei gelegen hatte. Da in diesen letzteren Stadien die Fäulnis der Wurzeln sehr schnell auch die schmalen Kotyledonarstiele ergriff, so war an ein Weitervegetieren der Plumula nicht zu denken. Ein Umgeben intakter Knospen mit Kugeln von Endospermbrei zwecks künstlicher Ernährung verlief resultatlos.[1]) Im ersten Stadium wuchsen verschiedene Pflänzchen, nur von einem Kotyledon gespeist, weiter, da der andere abgefallen war. Mehrfach sprofsten aus den Winkeln zwischen Kotyledonenstiel und Epikotyl Achselknospen hervor, wenn die Plumula zu welken begann. Adventivwurzeln kamen nicht blofs aus der Stammbasis, sondern auch

1) Dafs der Embryo der Mono- und Dikotylen sich ohne Kotyledon resp. Endosperm bei künstlicher Nahrungszufuhr weiterentwickeln kann, wurde zuerst von Van Tieghem gezeigt („Recherches physiologiques sur la germination“ in Ann. d. sc. nat. 1873, Ser. V, t. XVII p. 212), bestätigt v. Blociszewski („Physiol. Unters. üb. d. Keimung u. weitere Entwicklung einger Samenteile bedecktsamiger Pflanzen“. Landw. Jahrb. 1876, Bd. V. pag. 148—153). Vgl. ferner Brown u. Morris, Journ. of the chem. Society 1890, Vol. LVII, Transactions pag. 458. Hansteen, „Über die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen“. Flora 1894, Ergzgsbd. pag. 428. Puriewitsch, „Unters. üb. d. Entleerung der Reservestoffbehälter“. Jahrb. f. w. Bot. 1898, Bd. 31 pag. 50.

aus der Mitte des Epikotyls, oberhalb von Achselknospen, hervor. — Schwefelsäuretrockenheit wurde gar nicht vertragen.

Cucurbita.

Die getrockneten Kürbiskeimlinge waren zur Entwicklung lebensfähiger Pflanzen überhaupt nicht imstande. Wurzel und Plumula faulten in allen drei Stadien sehr schnell und wenn die Kotyledonen nicht rechtzeitig von diesem Fäulnisherd befreit wurden, so waren auch sie schnell dem Tode verfallen. Frei von den abgefaulten Teilen aber begannen die Kotyledonen des ersten und zweiten Stadiums an der ganzen Schnittfläche, hauptsächlich unter den Gefäfsbündeln, Callus zu bilden, aus welchem zahlreiche Wurzeln hervorsprofsten. In Erde gepflanzt erreichten die Keimblätter das ca. 20—30fache ihrer ursprünglichen Gröfse und vegetierten über $^1/_4$ Jahr lang im Topf, dessen Erde sie mit ihrem Wurzelknäuel ganz durchzogen hatten. Schliefslich starben sie allmählich ab, ohne eine Plumula reproduziert zu haben. Um sie künstlich zur Erzeugung einer solchen zu bringen [1]), wurde bei einigen der Mittelnerv nach dem apikalen Ende zu durchschnitten, bei anderen die äufserste Blattspitze abgeschnitten, aber die Hoffnung auf Entstehung eines Sprosses erfüllte sich nicht. Es wurde nur Callus erzeugt, der die Wundstellen verschlofs. Wie grofs aber die Lebensfähigkeit dieser Kotyledonen war, geht daraus hervor, dafs selbst solche, die vom Stiel aus bis zur Hälfte verfault waren, wuchsen, ergrünten und zahlreiche Wurzeln reproduzierten, wenn sie von dem verfaulten Gewebe befreit und in ein frisches Keimbett gelegt wurden. Im dritten Stadium war keiner von den Kotyledonen lebendig geblieben und die Schwefelsäuretrockenheit hatten nur 14 % vom ersten Stadium ertragen. Ihr Verhalten bezüglich der Reproduktion war dem der lufttrockenen gleich.

Phaseolus multiflorus.

Die Phaseoluskeimlinge erwiesen sich nach dem Trocknen, sowohl an der Luft, wie über H_2SO_4, sämtlich als entwicklungsunfähig. Die Wurzeln und das Hypokotyl waren abgestorben und hatten das bei Phaseolussamen schon vor der Keimung stark entwickelte Epikotyl schnell mit in die Fäulnis hineingerissen, so dafs die Plumula, obwohl resistent geblieben, nie zur Entfaltung kommen konnte. Denn bei einigen von der Testa befreiten Keimlingen war deutlich zu sehen, dafs die Plumula etwas gewachsen und ergrünt, also lebendig war.

1) Vgl. Sachs, Vorlesungen 1882, pag. 710.

Übrigens mufste auch bei Phaseolus die Testa rechtzeitig erfernt werden, da sonst auch die Kotyledonen sehr bald zu Grunde gegangen wären. Aus der Schale befreit, blieben diese aber sehr lange — 2—3 Monate — lebendig, ergrünten, wuchsen ein wenig, manchmal bis auf das Doppelte des Volumens, das sie nach dem Quellen eingenommen hatten[1]) und erzeugten am basalen Ende reichlich Callus, aus welchem oft eine, auch zwei äufserst lange (ca. 30 cm) und schnell wachsende Wurzeln hervorsprofsten. Diese wurzelbildenden Kotyledonen produzierten aber, in Erde gepflanzt und feucht gehalten, niemals einen Sprofs, obwohl sie monatelang lebten und die Topferde mit ihren Wurzeln und Nebenwurzeln vollständig durchsetzten. Wurzelbildung trat aber nur dann auf, wenn die Kotyledonen möglichst nahe der Plumula abgetrennt worden waren. Wenn sie etwas weiter vom basalen Teil entfernt abgeschnitten wurden, wie es im zweiten und dritten Stadium geschehen mufste, weil hier die schon zum Teil entleerten Zellen nicht resistent gewesen waren, bildeten sie blofs Callus; wurden sie ungefähr in der Mitte durchschnitten, so schlossen sie die grofse Wundfläche mit Wundperiderm ab, und nur stellenweise brach eine geringe Calluswucherung hervor. — Oft konnte man an Einsenkungen auf der Mitte der Innenfläche, sowie am Welken der peripherischen Ränder der Kotyledonen erkennen, dafs auch hier bereits eine Entleerung der Zellen stattgefunden hatte[2]). Im ersten und zweiten Stadium waren die Kotyledonen gegen Luft- und Schwefelsäuretrockenheit zum gröfsten Teil resistent, im dritten Stadium blieben 15 % der lufttrockenen lebendig, von den schwefelsäuretrockenen aber keine.

Vicia sativa.

Vicia sativa war im Gegensatz zu Saussures und Wills Resultaten auffallend empfindlich gegen Austrocknung. Nur lufttrockene Keimlinge des ersten Stadiums blieben resistent und zwar 7 %.

Die Keimlinge von Vicia faba maior und minor, sowie Ricinus communis waren in allen Stadien sämtlich abgestorben.

2. Resistenz isolierter Teile.

Die auffallende Resistenz der Kotyledonen drängte zu der weiteren Untersuchung, wie sich die einzelnen Teile der Keimlinge,

1) Unter normalen Bedingungen wachsen die Kotyledonen von Phaseolus multiflorus kaum.

2) Vgl. Detmer, Physiol. d. Keimungsprozesses 1880 pag. 310; ferner Puriewitsch, l. c. pag. 36.

voneinander getrennt, gegen Austrocknung verhalten würden. Es wurden von Triticum- und Secale-Keimlingen des zweiten und dritten Stadiums die Plumula mit Skutellum und Wurzeln vom Endosperm getrennt und $3^1/_2$ Monate an der Luft getrocknet. Sinapis-Keimlinge wurden zunächst von der Samenschale befreit und dann, in gröfseren Kotyledon und kleineren + Plumula und Radicula zerlegt, getrocknet, da die Trennung der Plumula vom kleineren Kotyledon zu viel Mühe verursacht hätte. Der Hauptzweck, nämlich dafs die Plumula freigelegt getrocknet werden sollte, war auf obige Art erreicht. Ferner wurden Keimlinge von Pisum, Helianthus, Lupinus luteus, Lupinus albus und Cucurbita entschalt, ihre Kotyledonen von Plumula + Radicula abgetrennt, 3—4 Monate an der Luft getrocknet und dann auf ihre Lebensfähigkeit hin unter den üblichen Keimungsbedingungen geprüft.

a) Plumulae.

Tab. VII. Zahl der gegen $3^1/_2$monatige Lufttrockenheit resistenten Plumulae.

Es vegetierten weiter	Stad. I	Stad. II	Stad. III
von Secale		80 %	70 %
„ Triticum . . .		33 %	4 %
„ Sinapis	52 %	11 %	—

Von den Secale- und Triticum-Embryonen war eine beträchtliche Anzahl der Knospen lebendig geblieben. Sie wuchsen nach zweistündigem Quellen in Wasser und darauffolgendem Aufenthalt im Keimbett ebenso schnell, wie die Knospen normaler Keimlinge weiter, ergrünten, bildeten neue Wurzeln und starben dann nach ungefähr 5 Tagen ab, nachdem sie eine Länge von 2—3 cm erreicht hatten. Bei der Trennung des Embryo vom Endosperm waren stets noch einige mit Stärke gefüllte Zelllagen des Endosperms am Skutellum haften geblieben, die der Plumula Nahrung liefern konnten. Sobald diese aber aufgebraucht war, konnte das Keimpflänzchen naturgemäfs nicht weiterwachsen und mufste zugrunde gehen.

Auch die Plumulae von Sinapis waren im ersten Stadium bis zu 52 %, im zweiten bis zu 11 % lebendig geblieben. Sie verhielten sich im Verein mit dem Hypokotyl und dem einen Kotyledon beim Weiterwachsen genau so, wie die in toto getrockneten Keimlinge, indem das schnell wachsende Hypokotyl statt der abgestorbenen eine neue Wurzel reproduzierte. Im dritten Stadium waren sie, wie zu erwarten stand, abgestorben.

Die Knospen aller Stadien von Pisum, Lup. albus, Lup. luteus, Helianthus und Cucurbita zeigten nach dem Trocknen kein Leben mehr. Sie verfaulten im Keimbett zugleich mit den Wurzeln in wenigen Tagen. Im Vergleich zu den an unversehrten Keimlingen getrockneten Knospen sind also die abgetrennten viel empfindlicher gegen Austrocknung. Besonders auffällig war das an Pisum zu beobachten, deren in toto getrockneten Plumulae im Stad. I bis zu 75 % und im Stad. III noch zu 12 % deutlich gewachsen und ergrünt waren, wenn auch der ganze Keimling sich nicht jedesmal weiterentwickelte [1]).

b) Kotyledonen.

Bei den abgetrennten, getrockneten Kotyledonen wurde gleichfalls ein, wenn auch nicht regelmäfsiger, Rückgang der Resistenzfähigkeit gegenüber den in toto getrockneten konstatiert, aber ihre Wachstums- und Reproduktionstätigkeit war dieselbe. In der Tab. VIII sind die Prozentzahlen der lebendig gebliebenen, isolierten Kotyledonen und zum Vergleich die Prozentzahlen derjenigen Kotyledonen angeführt, die beim Trocknen der ganzen, von der Schale noch umgebenen Keimlinge resistent geblieben waren.

Tab. VIII. Prozentzahlen der gegen 3½monatige Austrocknung resistenten Kotyledonen.

	Stad. I			Stad. II			Stad. III		
	in toto getrocknet		abgetrennt	in toto getrocknet		abgetrennt	in toto getrocknet		abgetrennt
	a. d. Luft	über H_2SO_4	getrockn. a. d. Luft	a. d Luft	über H_2SO_4	getrockn. a. d. Luft	a. d. Luft	über H_2SO_4	getrockn. a. d. Luft
Phaseolus . .	74	68		73	40		15	—	
Cucurbita . .	79	14	62	60	—	23	—	—	—
Sinapis	100	100	100	—	—	33	—	—	—
Lupin. lut. . .	45	20	41	15	6	25	—	—	—
„ coerul.	86	49		45	—		—	—	—
„ alb. . .	85	—	13	38	—		—	—	—
Helianthus . .	93	67		75	12		—	—	—
Linum	63	18		7	—		—	—	
Ricinus	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Unzweifelhaft sind die für sich getrennten Teile der entschalten Keimlinge bedeutend empfindlicher, als wenn sie im ganzen mit der Schale getrocknet werden. Trotzdem ist es erstaunlich, dafs sie, von

1) Siehe pag. 273.

den Wurzeln abgesehen, nach mehr als dreimonatigem Trocknen in nicht unbeträchtlicher Anzahl lebendig geblieben sind. Aus Van Tieghems (l. c.) und Blociszewskis (l. c.) Experimenten an frischen Teilen von Keimpflanzen zu schliefsen, müfste die Plumula bei künstlicher Nahrungszufuhr zur Bildung einer selbständigen Pflanze fähig sein. Doch ergaben diesbezügliche Versuche an Pisum negative Resultate.

Wollen wir nun mit Berücksichtigung der oben gemachten Beobachtungen die einzelne Teile der Keimlinge nach ihrer Resistenzfähigkeit ordnen, so kommen wir zu dem Ergebnis, dafs die Wurzeln resp. Wurzeln + Hypokotyl, soweit sie in Wachstum und Streckung getreten, überhaupt nicht austrocknungsfähig sind, dafs aber die Reservestoffbehälter resistenter sind, als die Plumulae und von letzteren die Vegetationspunkte und Achselknospen resistenter als die sich entfaltenden Knospenblätter.

Vergleichsweise getrocknete Knospen von Sträuchern und Bäumen gaben zu keiner Schlufsfolgerung Anlafs, da sie nicht näher untersucht wurden. Es sei deshalb nur folgende nackte Tatsache erwähnt. Die an 10—20 cm langen Zweigen sitzenden Knospen von Aesculus lutea, Ribes Alpinum, R. nigrum, Lonicera Alpigenum, L. tartarica und Tilia americana, welche teils mit, teils ohne Schuppen zwei Monate lang (Mitte Februar bis Mitte April) lufttrocken sowohl, wie schwefelsäuretrocken aufbewahrt worden waren, konnten in der normalen Triebperiode auf keine Weise zum Austreiben gebracht werden, obwohl die von Schuppen umgeben gewesenen Blättchen noch biegsam waren und normales Aussehen behalten hatten. —

Im grofsen und ganzen haben wir also die Resultate früherer Untersuchungen bestätigt gefunden. Am augenfälligsten ist die ökologisch wichtige Tatsache, dafs die Resistenz gegen Austrocknung immer geringer wird, je weiter die Keimung fortschreitet und je mehr die Entleerung der Reservestoffbehälter realisiert ist. Ferner ist die reproduktive Ersatztätigkeit der Keimlinge zu beachten, die zwar um so ausgedehnter in Aktion treten mufs, je mehr Partien vertrocknet sind, also in den vorgerückteren Stadien, die aber an Intensität und positivem Erfolg in den höheren Stadien abnimmt. Statt der vertrockneten Wurzeln können sich Adventivwurzeln und statt der vertrockneten Hauptachse des Sprosses Achselknospen entwickeln. Jedoch mufs betont werden, was bisher nicht geschehen ist, dafs die völlig lufttrockenen Wurzeln resp. Wurzeln + Hypokotyl regelmäfsig absterben, soweit sie aus der Schale hervorgewachsen

sind. Hat die Wurzel nicht weiter als ca. 1 mm, also mit dem äufsersten urmeristematischen Spitzenteil, hervorgeragt, wird sie regeneriert, ist sie gröfser gewesen, reproduziert, und zwar meist aus dem hypokotylen Stammglied; in Fällen, wo letzteres abgestorben ist, aus dem Epikotyl oder der Stengelbasis. Die Plumula ist meist sehr resistent. Welken ihre ersten Blätter ab, so sprossen die jüngeren Anlagen hervor, so lange der Vegetationspunkt intakt bleibt. Ist er mit dem Epikotyl abgestorben, so können sich eventuell noch aus den Achselknospen zwischen Epikotyl und Kotylansatz neue Sprosse bilden. Auf keinen Fall scheint unter normalen Verhältnissen die Reproduktion einer totalen Pflanze stattzufinden, wenn die ursprüngliche Plumula und die im Winkel zwischen ihr und dem Kotyledon angelegten Achselknospen zugrunde gegangen sind, obwohl sie unter ganz besonders günstigen Bedingungen wohl möglich ist. Am resistentesten sind ohne Zweifel die Kotyledonen. Sie sind nach dem Austrocknen noch zu denselben interessanten „echten Neubildungen" im Sinne Vöchtings[1]) fähig, wie frische, abgetrennte oder lädierte Keimblätter. Potentiell besitzen sie nach dem Trocknen die Fähigkeit, eine ganze Pflanze zu reproduzieren, denn sie bilden an ihrer basalen Schnittfläche, besonders an den durchschnittenen Blattnerven, reichlichen Callus und teilweise (z. B. bei Cucurbita) zahleiche Wurzeln und der Callus ist schliefslich unter günstigen Bedingungen zu jeder Neubildung von Organen imstande. Aber faktisch ist es mir an getrockneten, isolierten Keimblättern ebensowenig wie Blociszewski (l. c. pag. 160) an frischen gelungen, eine lebensfähige komplette Pflanze zu erzielen. An einem Helianthuskeimling, dessen Plumula und Wurzel mit Hypokotyl abgefault waren und dessen Gewebestück zwischen Epi- und Hypokotyl sich mit den Kotylansatzstielen glockenförmig verdickt hatte, beobachtete ich einmal, dafs, nachdem die Hälfte vom akroskopen Teil des einen Keimblattes wegen Fäulnis abgeschnitten worden war, nach dem basiskopen Teil desselben zu, in der Nähe des Randes direkt aus der Blattoberfläche ein winziger Sprofs hervorwuchs, ein Beweis, dafs selbst in somatisch schon weit differenzierten Zellen noch die Fähigkeit zu einer Sprofsbildung schlummert. Dieses interessante Pflänzchen konnte jedoch trotz einer aus dem verdickten Kotyledonarstiel neugebildeten Wurzel nicht am Leben gehalten werden. Hypertrophe, kallusähnliche Wucherungen an der Keimblattoberfläche von Linum, Helianthus,

---

1) Über Organbildung im Pflanzenreich 1878, Bd. II pag. 20.

Cucurbita, Lupinus wurden des öfteren beobachtet, erzeugten aber keine Neubildungen. Berücksichtigen wir noch, dafs selbst solche Keimblätter, die vom basalen Ende aus bis zur Mitte abgestorben und verfault waren, nach Entfernung des fauligen Gewebes Callus und Wurzeln bildeten, so ist es sehr wohl möglich, dafs unter ganz besonders günstigen Bedingungen auch eine Totalreproduktion aus getrockneten Kotyledonenpartien statthaben kann, wie sie z. B. Van Tieghem (l. c. pag. 211) an gevierteilten frischen Helianthuskotyledonen beobachtet hat. Bei meinen Versuchen wurde solche Totalreproduktion, wie gesagt, niemals beobachtet, und man darf wohl behaupten, dafs zur Erhaltung eines nach der Austrocknung lebensfähigen Keimlings für gewöhnlich der Zusammenhang der Plumula oder mindestens einer unversehrten Achselknospe mit mindestens einem unversehrten Kotyledon — bei den Dikotylen — erforderlich ist, bei den Monokotylen der Zusammenhang der Plumula resp. einer Achselknospe mit einem hinreichenden Teil des Endosperms.

3. Resistenz unreifer Samen.

Nach den vorigen Versuchen drängt sich die Vermutung auf, dafs die eminente Resistenzfähigkeit der Kotyledonen gegen Austrocknung darauf beruht, dafs die Zellen der Keimblätter mit plastischen Reservestoffen geradezu vollgepfropft sind und durch Wasserverlust nicht derartig schrumpfen können, dafs dies ein Schaden für sie bedeutet, zumal gerade die Teile, in denen bereits eine Translokation der Reservestoffe eingeleitet ist, zumeist eine Schädigung erkennen lassen. Wenn dem so wäre, so müfsten unreife getrocknete Samen, deren Reservestoffbehälter ja bekanntlich mit plastischen Nährstoffen bei weitem nicht so erfüllt sind wie die der reifen, ganz beträchtlich unter dem Austrocknen leiden, indem sie sehr viel stärker schrumpfen als reife[1]). Allein es ist längst bekannt[2]), dafs unreife getrocknete Samen sehr wohl keimen können, ja, dafs die aus ihnen hervorgehenden Pflanzen denen der reifen Samen an kräftiger Entfaltung

1) Pfeffer, Unters. üb. d. Proteinkörner usw. Jahrb. f. w. Bot. Bd. 8 pag. 510, 1872.

2) Nobbe, Samenkunde, 1876, pag. 335. Cohn, Symbola ad seminis physiologiam 1847. Hier sind auch die Angaben älterer Forscher über diesen Gegenstand zu finden. Z. B. soll schon Theophrast von der Keimfähigkeit unreifer Samen gewufst haben, während die erste positive Mitteilung hierüber in Duhamel de Monceau, „Des Semis et des plantations“ pag. 83 zu finden sei. (Cohn l. c. pag. 39.)

nur wenig (nach Cohn l. c. pag. 55 überhaupt nicht) nachstehen, vorausgesetzt, dafs die unreifen Samen nicht allzu jung sind. Demnach könnte die Resistenz gegen Austrocknung also nicht an der Verhinderung der Schrumpfung stark magazinierter Zellen liegen, und inwieweit dieser Schlufs zu Recht besteht, soll im folgenden Gegenstand unserer nächsten Untersuchung sein.

Nach Cohn keimen die Samen am schnellsten in einer mittleren Periode zwischen Unreife und Reife (pag. 59: mediam quandam in maturando esse periodem observavi, qua celerrime explicentur semina). Also Reife und Keimfähigkeit fallen zeitlich nicht zusammen (apud pluras plantas non coincidunt in idem tempus maturitas et vis germandi, altera alteram plus minus praecedit pag. 60). Natürlich gibt es Ausnahmen, aber für die meisten unserer Nutzpflanzen ist die Behauptung richtig. Die Untersuchungen von Siegert[1]) an Sommerweizen, Lucanus[2]) an Roggen, Nowacki[3]) an Weizen beweisen das gleiche, indem daraus hervorgeht, dafs das Stadium der Gelbreife, zwischen Grün- und Vollreife stehend, das günstigste für die Ernte ist, sofern das Getreide als Saatgut Verwendung finden soll. Nun mufs aber berücksichtigt werden, dafs die Samen, wenn sie nicht als solche, sondern mit ihren übrigen Blütenteilen resp. Fruchtständen eingesammelt und getrocknet werden, noch viele wanderungsfähige Stoffe aus den langsam trocknenden Schoten, Hülsen, Kapseln, Ähren etc. aufsaugen und in plastische Stoffe umsetzen können[4]). Die Magazinierung von Reservestoffen würde daher noch mehr verhindert werden, wenn die Samen im unreifen Zustande ihrer Umhüllungen sofort entledigt und dann getrocknet würden. Allerdings fällt dabei die Keimfähigkeit etwas ungünstiger aus, denn die Versuche von Kinzel[5]) an Cuscutasamen haben ergeben, dafs halbreife, aus der Kapsel befreite Samen geringere Keimfähigkeit besitzen als die unter gleichen Umständen in der Kapsel getrockneten, und Siegert, Lucanus und Nowacki (l. c. l. c.) konstatierten ein analoges Verhalten an Triticum und Secale. Andererseits haben an der Ähre getrocknete unreife Samen von Triticum spelta, T. durum und Hordeum vulgare, die, soweit aus den Angaben Schröders

1) Nobbes Landw. Versuchsst. 1864, VI, pag. 134.

2) Nobbes Landw. Versuchsst. 1862, IV, pag. 262.

3) Unters. üb. das Reifen des Getreides 1870. Vgl. ferner Nobbe, Landw. Versuchsst. XVII, pag. 277. 1874.

4) Pfeffer, Physiol. II. Aufl., I, pag. 616. 1897.

5) Landw. Versuchsst. LV pag. 262. 1901.

(l. c. pag. 10) zu ersehen ist, in der Grünreife gesammelt waren, selbst die Schwefelsäuretrockenheit bis fast zu 100 % ertragen. Unter diesen Voraussetzungen wurden unreife Samen resp. Früchte von Triticum vulgare, Secale cereale, Pisum sativum, Phaseolus multiflorus, Lupinus albus, L. luteus, L. coeruleus, Brassica Napus, Br. oleracea und Vicia faba maior möglichst ohne Hülle 2—6 Wochen an der Luft getrocknet, und nur die ganz weichen Früchte der Cerealien, die sich frisch nicht unverletzt aus den Spelzen nehmen liefsen, einige Tage an der Ähre getrocknet und dann erst von den Spelzen befreit.

Tab. IX. Keimzahlen lufttrockener unreifer Weizen- und Roggenkörner (in Prozenten).

	Stadium	10 Tage getrocknet		3 Wochen getrocknet		6 Wochen getrocknet	
		Secale	Tritic.	Secale	Tritic.	Secale	Tritic.
I	gelbreif	90	100	95	80		100
II	grünreif	86	98	54	32	28	100
III	jünger (grün)	47	91	13		12	
IV	ganz jung (gelb)			45		—	

Triticum, Secale.

Makroskopisch betrachtet hatten die gelbreifen Körner von Triticum und Secale (Stad. I) mit ganz reifen verglichen, $^3/_4$ normale, die grünreifen (Stad. II) $^1/_2$ normale, die noch jüngeren grünen (Stad. III) $^1/_3$ und die ganz jungen (Stad. IV) $^1/_4$ normale Gröfse. Die Körner von Stad. I erreichten die gröfste Keimzahl, wie vorauszusehen war. Makroskopisch waren sie nicht unbeträchtlich geschrumpft, trotzdem waren die Zellwände des Endosperms kaum wellig verbogen [1]) und die meisten Zellen voll von fertig ausgebildeten Stärkekörnern. Nach dem Endosperminneren zu waren die Zellen weniger stärkehaltig und infolgedessen auch mehr oder weniger geschrumpft, namentlich bei Secale ziemlich bedeutend. Auffallend stark war der schon ausgewachsene Embryo geschrumpft und in das Endosperm tief eingesunken, und doch waren seine Zellwände, mikroskopisch betrachtet, nicht wellig verbogen. — Von Stad. II hatten die grünen Getreidekörner während des Trocknens zum gröfsten Teil ein gelbes Aussehen angenommen, ein Zeichen der Nachreife (Cohn l. c. pag. 69) und der

1) Zur mikroskop. Betrachtung wurden Schnitte in konz. Glyzerin und zur Kontrolle in Wasser gelegt.

Translokation organischer Stoffe im Samen trotz der Trennung von der Mutterpflanze [1]). Die Zellwände des Endosperms waren hier durchweg stark gewellt. Infolge der starken Schrumpfung waren die Zellen scheinbar vollgepfropft von Stärkekörnern, aber im turgeszenten Zustand betrachtet, zeigte es sich, dafs bedeutend weniger Stärke in ihnen magaziniert war als in denen der gelbreifen Früchte. Vom Embryo ist das gleiche zu sagen wie bei Stad. I. — Im dritten Stadium waren die ganz dunkelgrünen Früchte während der Austrocknung noch mehr zusammengeschrumpft wie im zweiten Stadium und nur teilweise gelb geworden. Die Schale (Fruchtknotenwand + übrig gebliebenes inneres Integument) war hier im Querschnitt, der ungefähr den Anblick eines spitzwinkligen Dreiecks mit abgerundeten Ecken darbot, noch beinahe so dick wie das Endosperm und zeigte bei den grün gebliebenen Früchten vor den Kleberzellen eine stark chlorophyllhaltige Schicht. Nach dem dem Embryo entgegengesetzten Ende des Kornes zu verschwand das Chlorophyll und das Endosperm wurde dort stärkereicher. Bleiben wir bei dem Bilde des Dreiecks, so hatten die Zellen der Basis noch stärker gewellte Wände als die Endospermzellen der vorigen Stadien. An der Spitze des Dreiecks waren sie kaum gewellt, aber vollständig eckig zusamengeschoben, hier ärmer an Stärke als dort. Die Lumina war erheblich kleiner als in älteren Samen und mit kleinen und mittelgrofsen, teils unausgebildeten, nahezu spindelförmigen Stärkekörnern mäfsig gefüllt. Die Zellen nach der Spitze zu waren selbst in geschrumpftem Zustande nicht völlig mit Stärke gefüllt. Der von der dicken Schale umgebene Embryo war makroskopisch kaum zu sehen. — Die Früchte des Stad. IV sahen von vornherein gelb aus, da das Gewebe der Fruchtknotenwand in diesem Stadium auch reichlich Stärke enthielt, so dafs die grüne Farbe der tiefer gelegenen chlorophyllhaltigen Zellschicht verdeckt wurde [2]). Das Volumen des Endosperms war hier kleiner als das der Schale. Seine Zellen waren meist nicht gewellt, aber ganz unregelmäfsig zusammengepfercht. Selbst die dickwandigen Kleberzellen waren ganz ungleichförmig aneinander gereiht. Das ganze Endosperm war fast platt gedrückt und die Gröfse seiner Zellen der Entwicklung der Frucht entsprechend gering. Trotzdem enthielten die Zellen an den Seiten des (platten) Endosperms kleine, unfertige Stärkekörner. Nur die Centrumszellen hatten noch gar keine Stärke gespeichert.

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiol. II. Aufl., 1897, I, 616.

2) Vgl. Nowacki, l. c. pag. 25.

Betrachten wir die Tab. IX, so sehen wir, dafs zwar die Keimfähigkeit der unreifen Samen mit dem Alter und der Reservestoffmagazinierung zunimmt, dafs aber trotz zum Teil aufserordentlich starker Schrumpfung (z. B. im Stadium IV) durch Austrocknung eine bedeutende Anzahl von Körnern keimfähig bleibt. Die keimungsunfähigen Körner von Stad. III bestanden zumeist aus solchen, die nicht nachgereift waren und trotz des Trocknens ein grünes Aussehen darboten.

Pisum.

Unreife Erbsen von $^3/_4$, $^1/_2$ und $^1/_4$ normaler Gröfse, teils 7, teils 14 Tage an der Luft getrocknet, hatten eine ziemlich hohe Keimzahl. Jedoch mufs bemerkt werden, dafs sich die in der Tab. X angegebenen Prozentzahlen um die Hälfte vermindern, da ziemlich genau die Hälfte der Samen von Stad. I—III grün blieb und im Keimbett verfaulte resp. verschimmelte. Die gelbgewordenen, nachgereiften Samen sind rechtzeitig von den grüngebliebenen getrennt zum Keimen ausgelegt worden.

Tab. X. Keimzahlen lufttrockener unreifer Erbsen.

Stad.	Gröfse	7 Tage getrocknet	14 Tage getrocknet
I	$^3/_4$ normal	91 %	100 %
II	$^1/_2$ normal	75 %	74 %
III	$^1/_4$ normal	77 %	80 %

Die Samen unter $^1/_4$ normaler Gröfse keimten überhaupt nicht, da die Embryonen dieses Stadiums noch zu klein waren. Es bestätigte sich der Satz von Cohn, dafs kein Same keimt, „bevor der Embryo zum gröfsten Teil die Höhle des Nucleus ausgefüllt hat“.[1]) Makroskopisch war von einer Schrumpfung der Samen des Stad. I—III wenig zu sehen. Auch unter dem Mikroskop waren die Kotyledonenzellwände des Stad. I kaum gewellt. An der Peripherie und nach dem Ansatzstiel der Kotyledonen zu war die Stärke nur in geringer Anzahl vorhanden, in den inneren Zellen dagegen im Überflufs. Im Stad. II wiesen die Kotyledonen schon ziemlich stark gewellte Zellwände auf, namentlich an der Peripherie und im Zentrum des Samens. Der Schrumpfung gemäfs war an diesen Stellen noch weniger Stärke gespeichert als an den übrigen, wo die Zellen schon merklich weniger

1) l. c. pag. 55: „Ubi primum embryo maxima ex parte explevit cavenam nuclei, etiamsi albumen sit molle, humidissimum testa albida, tenera.“

Stärke enthielten als in Stad. I. In den Kotyledonen des dritten Stadiums waren die Zellen nicht sehr viel stärker geschrumpft als bei denen der vorigen Stadien, da sie ein der Kleinheit des Samens entsprechend kleines Volumen besafsen und ihre Stärkekörner ebenfalls kleiner, aber im Verhältnis zu den vorigen Stadien in nicht geringerer Anzahl vorhanden waren, mit Ausnahme der peripherischen Zellschichten und der Zellen in der Nähe der Kotyledonenstiele, wo die Stärkekörner fast ganz fehlten.

Phaseolus.

Auch von Phaseolus multiflorus wurden unreife Samen teils 2, teils 3 Wochen an der Luft getrocknet und zwar von $^3/_4$ normaler Gröfse an bis zu $^1/_{10}$ normaler Gröfse. Bis zu $^1/_4$ normaler Gröfse keimten sämtliche Samen. Die noch jüngeren waren nicht keimfähig. Letztere besafsen noch ganz grüne Kotyledonen und waren sehr stark geschrumpft, da der Embryo den Embryosack noch nicht genügend ausgefüllt hatte. Die Zellwände der $^3/_4$ und $^1/_2$ normalgrofsen Samen waren fast gar nicht wellig verbogen, aber im Vergleich zu den Erbsen gleichen Stadiums waren die Bohnenzellen ziemlich arm an Stärke. Hier hatte sich die Speicherung von Reservestoffen in dem Centrum des Samens und in der Nähe der Kothyledonarstiele in geringerem Mafse als an den übrigen Stellen der Kothyledonen vollzogen und die Bildung von Proteinkörnern, wie sie beim Trocknen reifer Bohnen aus der zwischen den Stärkekörnern befindlichen eiweifsreichen Grundmasse vor sich geht[1]), war nur minimal gewesen. Auffallend wenig Stärke besafsen die Zellen der $^1/_4$ normalgrofsen Bohnen. Trotzdem waren auch hier die Zellwände nach der Austrocknung nur an den Stellen verschoben und verbogen, wo sich schon makroskopisch eine deutliche Schrumpfung zeigte. Obgleich die Anhäufung des Reservematerials bei Phaseolus verhältnismäfsig sehr gering war, hatten die unreifen getrockneten Samen doch die günstigste Keimzahl (100 %) unter den untersuchten Samen aufzuweisen, was deutlich dafür spricht, dafs die Resistenz gegen Austrocknung nicht allein auf der Verhinderung der Schrumpfung durch Anhäufung plastischer Stoffe beruhen kann, sondern vorwiegend auf einer spezifischen Eigenschaft des Plasmas.

Brassica.

Ein weiteres, ziemlich günstiges Resultat gaben die Keimungsversuche mit unreifen Brassicasamen.

1) Pfeffer, „Unters. üb. d. Proteinkörner", l. c. pag. 516.

Tab. XI. Keimzahlen lufttrockener unreifer Samen von Brassica.

		Brassica Napus		Brassica oleracea	
		Gröfse		Gröfse	
		$^1/_2$ normal	$^1/_4$ normal	$^1/_2$ normal	$^1/_4$ normal
4 Wochen getrocknet	mit Schote	20 %	64 %	85 %	54 %
	ohne Schote	—	—	4 %	18 %

Es ist der Tabelle nichts weiter hinzuzufügen, als dafs sich hier ein deutlicher Unterschied zwischen den Samen bemerkbar macht, die in der Schote, und denen, die von der Schote befreit getrocknet wurden.

Lupinus.

Merkwürdigerweise verliefen alle Keimversuche an unreifen Lupinensamen resultatlos. Unreife Samen von L. luteus, L. albus und L. coeruleus von $^1/_2$ normaler Gröfse an abwärts, 3 Wochen an der Luft getrocknet, keimten alle nicht, obwohl bei den Samen von $^1/_3$ normaler Gröfse an der Embryosack von den jungen Embryonen bereits vollständig ausgefüllt war. Der ganze Embryo war dunkelgrün geblieben und nur auf der Schmalseite der Kotyledonen zusammengesunken. Die mikroskopische Prüfung ergab denn auch, dafs nur die zur Breitseite senkrechten Zellwände stark gewellt waren und dafs die Zellen zahlreiche Chlorophyll-, aber wenig Proteinkörner enthielten. Das negative Keimergebnis ist um so merkwürdiger, als gerade die angekeimten reifen Lupinensamen eine beträchtliche Resistenz gegen Austrocknen besitzen, wie aus früheren Versuchen hervorgeht. Hier scheint die mangelnde Anfüllung mit Reservestoffen in der Tat den Ausschlag zu geben, zumal die unreifen, frisch ausgelegten Lupinensamen bis zu halbnormaler Gröfse alle keimten.

Vic. faba maior.

Gerade das Gegenteil der Resultate an Lupinensamen lieferten die Samen von Vic. faba maior. Während diese nach der Reife nicht einmal im ersten Keimstadium die Austrocknung vertrugen, waren sie in unreifem Zustande resistent. Samen von halbnormaler Gröfse, die 6 Wochen lufttrocken gelegen hatten, waren alle keimfähig, obwohl besonders an der Schmalseite stark geschrumpft, ähnlich wie bei den Lupinensamen. Die Zellen erwiesen sich nur zur Hälfte mit grofsen Stärkekörnern gefüllt, im übrigen aufser dem Plasma und wenig Proteinstoffen mit so viel kleinkörnigem Chlorophyll, dafs, makroskopisch betrachtet, die Kotyledonen ganz grün aussahen. Trotz einer

erheblichen Wasserentziehung und Schrumpfung waren diese Samen im unreifen Zustand lebendig und keimfähig geblieben.

Aus all diesen Beobachtungen geht zur Evidenz hervor, dafs diejenigen Samen, die nach der Reife im angekeimten Zustand gegen Austrocknung resistent sind, gewöhnlich auch im unreifen austrocknungsfähig sind, wo ihre Reservestoffbehälter bedeutend weniger Nährstoffe enthalten, als die nur teilweise entleerten Zellen reifer Keimlinge. Aber Lupinensamen machen eine Ausnahme, und Saubohnen sind vor der Reife sogar resistenter als nach der Reife. Vergegenwärtigt man sich noch, dafs gerade die Plumulae und Radiculae, obwohl sie sehr wenig plastische Nährstoffe enthalten, makroskopisch betrachtet kolossal zusammenschrumpfen und doch die ersten Anzeichen des Lebens erkennen lassen, so ist es keine Frage, dafs die Austrocknungsfähigkeit der Zellen in erster Linie von einer spezifischen Eigenschaft des Plasmas resp. Änderung derselben abhängt. Wenn also mit der Abnahme der Reservestoffe meist eine Abnahme der Resistenz Hand in Hand geht, so ist dies wohl mit Sicherheit auf eine damit verbundene Zustandsänderung des Plasmas zurückzuführen. Jedenfalls spielt die Magazinierung plastischer Stoffe in der kausalen Frage nach der Austrocknungsfähigkeit nicht die allein entscheidende Rolle. Besonders auffallend beweist das die oben erwähnte Eigenschaft der grofsen Saubohne.

4. Vergleich der Resistenz von Keimlingen hydrophytischer und xerophytischer Pflanzen.

Nehmen wir als erste Bedingung zur Resistenz gegen Austrocknung eine spezifische Eigenschaft des Plasmas an, so ist mit Rücksicht darauf, dafs nicht alle Pflanzenkeimlinge austrocknungsfähig sind, zu erwarten, dafs die Samen und Keimlinge gerade derjenigen Pflanzen besonders resistent sind, die gewöhnlich auf trockenem Boden wachsen, weil diese in ihrem Kampf ums Dasein Eigenschaften durch Anpassung erworben haben müssen, mit Hilfe deren sie solche Samen erzeugen, welche in einem leicht und oft trocknenden Boden selbst in angekeimtem Zustande einer Austrocknung Widerstand leisten. Hingegen haben es die Pflanzen, die auf sehr feuchtem Boden oder gar in Wasser wachsen, nicht nötig, austrocknungsfähige Samen zu produzieren. Ihre Keimlinge dürften voraussichtlich keine Austrocknung ertragen. Nach Schröder (l. c. pag. 9) waren ungekeimte Samen von Caltha palustris nach 11wöchiger Lufttrockenheit noch keimfähig, nach 20wöchiger aber nicht, nach der Austrocknung

über H_2SO_4 ebenfalls nicht, und wenn, wie Wichura[1]) näher untersucht hat, die Samen der Weiden nur dann aufgehen, wenn sie möglichst sofort auf feuchten Boden fallen, so ist das eine deutliche Anpassung, da ja die meisten Salixarten normalerweise an feuchten Standorten vegetieren. Meines Wissens ist die Austrocknungsfähigkeit spezifischer Hydrophytensamen in angekeimtem Zustande noch nicht untersucht, deshalb mag im folgenden die Resistenz der Hydrophyten- der von Xerophytenkeimlingen vergleichsweise gegenübergestellt werden. Leider konnten die meisten Arten der zum Versuch herangezogenen Hydrophytensamen nicht zum Keimen gebracht werden, deshalb mufste die Anzahl ihrer Spezies hinter derjenigen der Xerophyten zurückbleiben, wiewohl von letzteren auch nicht viel Arten zur Keimung gebracht werden konnten.

Tab. XII. Entwicklungsstadien der Keimlinge vor der Trocknung.

Art	Triglochin maritimum			Sedum Cepaea			Opuntia Rofinesqu,			Cereus giganteus			Mamillaria polythele			Mamillaria dolichocentra		
Stad.	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Länge d. Radicula resp. Rad. + Kotyl. in mm	0,5	1,5	3	0,2	0,6	1,5	0,5	1	2—3	0,3	0,5—0,8	2	0,3	0,5—1,0	2	0,3	0,6	1,5—2,0

Als Repräsentant spezifischer Hydrophyten diente Triglochin maritimum, als spezifische Xerophyten dienten Sedum Cepaea, Opuntia Rofinesquiana, Mamillaria polythele, M. dolichocentra und Cereus giganteus. Keimlinge dieser Spezies wurden nach der Unterscheidungsweise von Saussure getrennt (genaue Mafsangabe s. Tab. XII) und nach zweimonatiger Austrocknung an der Luft wieder zum Weiterwachsen ausgelegt. Es ergab sich, dafs die Hydrophytenkeimlinge alle abgestorben waren, während die Sedumkeimlinge aller drei Stadien sämtlich weiterwuchsen. Auch sämtliche Cacteenkeimlinge schienen lebendig geblieben zu sein, denn sie boten nach der Befeuchtung zwei Tage lang das Aussehen lebensfrischer Keimlinge dar, wurden dann aber schnell von den Pilzen überwuchert, von denen sie schon bei der ersten Keimung befallen waren und nicht

1) Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich erläutert an den Bastarden der Weiden, 1865, pag. 6. Vgl. ferner Wiesner, Biolog. d. Pflanzen, 1889, pag. 43, und Pfeffer, Physiol. II. Aufl. Bd. II pag. 327.

befreit werden konnten. Ihre Resistenzfähigkeit mufste daher unentschieden bleiben, wiewohl nach meiner Überzeugung die Wahrscheinlichkeit der Weiterentwicklung sehr grofs war. Leider konnte wegen Mangel an Material der Versuch nicht wiederholt werden. Um so deutlicher trat die Resistenz der Crassulaceensamen hervor. Selbst nach fünfmonatiger Lufttrockenheit waren die meisten Keimlinge aller drei Stadien lebens- und reproduktionsfähig. Da ihre beiden Kotyledonen mit der eingeschlossenen Plumula noch nicht ganz aus der Testa hervorgewachsen waren, so starben nur ihre Wurzeln resp. Wurzeln + Hypokotyl ab, welche durch zahlreiche kleine Seitenwurzeln ersetzt wurden.

Tritt auch der Unterschied zwischen den Keimlingen der Hydrophyten und Xerophyten nicht gerade sehr evident hervor, so wird man doch nicht fehl gehen, aus diesem Versuch und in Hinsicht darauf, dafs sich ungekeimte Hydrophytensamen nach Beobachtungen früherer Autoren (s. pag. 287) stets als nicht oder sehr wenig austrocknungsfähig erwiesen haben, zu schliefsen, dafs die Samen der Xerophyten, besonders im angekeimten Zustand in der Resistenz gegen Austrocknung denen der Hydrophyten bei weitem überlegen sind, und dafs diese gröfsere Austrocknungsfähigkeit in erster Linie durch eine spezifische Eigenschaft des Plasmas bedingt ist, welche die Mutterpflanzen durch Anpassung an ihren Standort und an eine daran geknüpfte besondere Lebensweise für ihre Epigonen erworben haben. Das nimmt nicht Wunder, denn schliefslich mufs es ja so sein, wenn man bedenkt, dafs die spezifischen Xerophyten der exotischen Länder in wasserarmen Gegenden, auf felsigem Boden und steinigen Gefilden oft monatelange Trockenheit ertragen müssen.

5. Bedeutung der Testa beim Austrocknen der Keimlinge.

Dafs die Abnahme der Widerstandsfähigkeit von einander getrennter Teile der Keimlinge nicht mit der Entfernung der Samenhülle in Zusammenhang gebracht werden kann, soll im folgenden dargetan werden. Es war bei den früheren Keimversuchen allgemein zutage getreten, dafs sich bei den Samen der Dikotylen selten die Keimlinge erholten, welche im Keimbett von ihrer Testa umgeben blieben. Die meisten mufsten, um sie vor einer schnellen Verfaulung zu schützen, nach einigen Tagen von ihrer Testa befreit werden. Daraus war zu schliefsen, dafs die Testa resp. Fruchtschale bei der wiederholten Keimung eher schädlich denn nützlich sei. Zur Ver-

gewisserung wurden deshalb Helianthus-Keimlinge teils mit, teils ohne Schale an der Luft getrocknet und nach vier Monaten zum Weiterwachsen ausgelegt. Es entwickelten sich dann von ersteren nur im ersten Stadium 5 % der Keimlinge weiter, im zweiten und dritten kein einziger, von letzteren ohne Schale jedoch im ersten Stadium 63 %, im zweiten 19 % und im dritten ebenfalls keiner. — Als Repräsentant der Monokotyledonen mag gekeimter Hafer zu diesem Versuch herbeigezogen werden, welcher drei Monate ohne Spelzen an der Luft getrocknet, in gröfserer Anzahl weiterwuchs als mit Spelzen.

Tab. XIII. Resistenz von Keimlingen mit und ohne Samenhülle.

Es wuchsen nach 3—4monatiger Lufttrockenheit weiter von							
Helianthus				Avena			
Stadium	I	II	III	Stadium	I	II	III
mit Schale .	5 %	—	—	mit Spelzen .	22 %	21 %	25 %
ohne Schale .	63 %	19 %	—	ohne Spelzen .	56 %	15 %	34 %

Offenbar geht der Nutzen der Schale, speziell der Schutz gegen äufsere Einflüsse[1]) bei der Austrocknung bereits gekeimter Samen, namentlich der dikotylen Pflanzen, verloren, ja die Gegenwart der Samenhülle kann den Keimlingen bei den erneuten Vegetationsbedingungen geradezu schädlich werden, wie Tab. XIII beweist. Denn bei den von der Schale nur locker umgebenen Keimlingen tritt im Keimbett viel leichter Fäulnis ein, als bei den von der Schale ganz befreiten. Während nämlich die mit der Testa stark gequollenen Kotyledonen nach dem Trocknen auf ihr ursprüngliches Volumen zusammensinken, schrumpft die geplatzte Testa fast gar nicht, so dafs sich die Schale vom Embryo mehr oder minder stark lockert. Die geringe Resistenzfähigkeit isolierter Samenteile ist mithin wohl nur durch stärkere Austrocknung und Schaffung von verhältnismäfsig grofsen Wundflächen bedingt.

6. Einflufs schneller und langsamer Wasserzufuhr.

Haben die Untersuchungen von Just[2]) ergeben, dafs kein Unterschied zwischen schneller und langsamer Wasserzufuhr in der Wirkung auf trockene ungekeimte Samen besteht, so war es interessant, festzustellen, wie sich angekeimte getrocknete Samen dieser ver-

1) Siehe Kurzwelly, l. c. pag. 317, und Detmer, l. c. pag. 539.

2) „Über die Einwirkung höherer Temperaturen auf die Erhaltung der Keimfähigkeit der Samen“ in Cohns Beiträge z. Biol., 1877, Bd. II pag. 338.

schiedenen Behandlung gegenüber verhalten würden, zumal auch über diesen Gegenstand gegenteilige Urteile vorliegen. Nämlich Saussure gibt an (l. c. pag. 73), dafs im dritten Auskeimungsstadium getrocknete Weizenkeimlinge sich nur dann erholten, wenn sie im dampfgesättigten Raum vorsichtig an der Wurzelbasis benetzt wurden und dafs sie zwischen feuchten Schwämmen abstarben. Dagegen führt Schröder (l. c. pag. 47) an, dafs er bei allen seinen diesbezüglichen Beobachtungen an luft- und schwefelsäuretrockenen Objekten keinen wesentlichen Unterschied in der Wirkung schneller und langsamer Wasserversorgung hat konstatieren können. Zur Entscheidung dieser Frage wurden schwefelsäuretrockene Keimlinge aller drei Stadien von Avena, Triticum, Secale, Linum, Helianthus, Sinapis und Brassica zur einen Hälfte nach 24stündigem Liegen an der Luft drei Tage lang in einen wasserdampfgesättigten Raum gebracht und dann ohne Benetzung auf feuchtes Fliefspapier gelegt, zur anderen direkt in Wasser geworfen und nach 24 Stunden ins Keimbett gebracht. Der Unterschied in der Erholung der Keimlinge war ein frappanter, wie Tab. XIV zeigt.

Tab. XIV. Erholung schwefelsäuretrockener Keimlinge nach schneller (a) und langsamer (b) Wasserzufuhr.

	Stad. I		Stad. II		Stad. III	
	a %	b %	a %	b %	a %	b %
Sinapis . . .	100	100	—	—	—	—
Brassica . . .	37	34	6	6	—	—
Triticum . . .	22	11	24	—	56	—
Secale	4	—	5	—	7	5
Avena	20	21	—	—	—	—
Helianthus . .	31	—	—	—	—	—
Linum	2	—	—	—	—	—

Aufser Sinapis und Brassica waren die Keimlinge nach schneller Wasserzufuhr in bedeutend gröfserer Anzahl weitergewachsen als nach langsamer. Bei langsamer Befeuchtung erholten sich die meisten überhaupt nicht. Aber dieser Nachteil ist nicht in der langsamen Wasserzufuhr an sich zu suchen, als vielmehr in der eo ipso damit verknüpften Retardation des neuen Wachstumsbeginnes. Denn mit Anrechnung der zur Methodik verwendeten Zeit waren die langsam

befeuchteten Keimlinge gegenüber den schnell befeuchteten in der neubeginnenden Entfaltung mindestens um acht Tage zurück und innerhalb dieser Zeit wurden viele Keimlinge von Pilzen überwuchert, ehe sie ihre Wachstumstätigkeit wieder aufnehmen konnten.

Mag theoretisch langsame Wasserzufuhr günstiger sein, faktisch aber ist schnelle Wasserzufuhr zu angekeimten und wieder getrockneten Samen entschieden vorteilhafter, als langsame. Es ist somit diese Eigenschaft getrockneter und lebendig gebliebener Zellen, schnelle Wasseraufnahme vorteilhaft zu vertragen, von hohem biologischem Wert insofern, als die in der Natur getrockneten Pflanzen meist eine schnelle Befeuchtung durch plötzliche Niederschläge erfahren. Eine analoge Anpassung finden wir übrigens in der Fähigkeit gefrorener Pflanzen, ein schnelles Auftauen ohne Schaden zu vertragen.[1])

7. Resistenz grofser und kleiner Keimlinge.

Da bekannt ist[2]), dafs von ein und derselben Spezies grofse Samen kräftigere und gröfser entwickelte Pflanzen erzeugen als kleine, andererseits kleine Samen oft schneller keimen als gröfsere[3]), so lag die weitere Frage nahe, ob sich auch in der Resistenzfähigkeit gegen Austrocknung ein Unterschied zwischen grofsen und kleinen Keimlingen bemerkbar macht. Marek (l. c. pag. 169) spricht den grofsen Samen einen entschiedenen Vorzug vor den kleinen zu, indem er zum Schlufs seiner diesbezüglichen Untersuchungen sagt, je kleiner das Korn sei, um so empfindlicher würden die Keimpflanzen durch Entwicklungsstörungen berührt. Es basiert aber seine, bereits von Detmer (l. c. 533) angezweifelte Behauptung auf Versuchen an sehr weit entwickelten Keimlingen von Weizen, Erbse und Pferdebohne, deren Reservestoffbehälter schon weit entleert waren. Zudem hat er nur je drei grofse und drei kleine Samen verwendet. Also dürfte seiner Behauptung schon einiger Zweifel entgegenzusetzen sein.

Eine gröfsere Anzahl der teils schwefelsäure-, teils lufttrockenen Keimlinge von Triticum, Secale und Avena wurden in grofse und kleine geschieden und wie üblich zum Weiterwachsen ausgelegt. Die

1) Pfeffer, Physiol. II. Aufl., 1901, Bd. II pag. 300.

2) Marek, l. c. pag. 147. Nobbe, Samenkunde 1876.

3) Letztere Tatsache soll nach Marek (l. c. pag. 101) nicht auf eine Stärkung, sondern nur auf eine Beschleunigung der Keimkraft zurückzuführen sein, weil geringere Körnerinhaltsmengen früher in Bewegung kämen, als gröfsere und darum früher ihre Kräfte für die Keimung äufsern könnten.

Cerealien wurden deshalb gewählt, weil sie sich durch relativ grofse Mafsdifferenzen auszeichnen, sowie erwiesenermafsen in allen drei Stadien die gröfste Keimfähigkeit nach dem Austrocknen besitzen.

Tab. XV. Keimfähigkeit grofser und kleiner Keimlinge nach 3½monatiger Austrocknung.

	Stad. I		Stad. II		Stad. III	
	gr. %	kl. %	gr. %	kl. %	gr. %	kl. %
Triticum H_2SO_4-trocken	20	25	23	26	66	57
Avena „ „	20	20	—	—	—	—
Secale „ „	—	4	5	6	8	5
„ lufttrocken . .	55	52	30	30	46	45

Das Resultat ist in der Tab. XV leicht zu überschauen. Die Zahlen weisen in den einzelnen Stadien teils gar keine, teils nur sehr geringe Unterschiede auf. Wo geringe Differenzen vorliegen, sind bald die grofsen, bald die kleinen Keimlinge im Vorteil. Jedenfalls ist in allen drei Stadien kein wesentlicher Unterschied in der Resistenzfähigkeit grofser und kleiner Keimlinge gegen Austrocknung unter gleichen Bedingungen zu konstatieren.

8. Behandlung exsiccatortrockener Keimlinge mit absol. Alkohol und Benzin.

Die Resistenz trockener pflanzlicher Organismen gegen anderweitige extreme Einflüsse, wie supramaximale Temperaturen, chemische Agentien etc., sowie die künstliche Erhöhung der Resistenz durch Exsiccatortrockenheit[1]) drängten zu der neuen Frage, inwieweit exsiccatortrockene Keimlinge wasserfreien Agentien, wie absol. Alkohol, Benzin, Äther etc., Widerstand leisten würden, ob sie die gleiche Resistenz dagegen bewahren würden, wie ungekeimte Samen oder nicht. Dafs diese Flüssigkeiten auf alle Fälle schädlich wirken, hat bereits Kurzwelly festgestellt, da nach längerer Zeit alle derartigen Flüssigkeiten mehr oder weniger in nichtgekeimte Samen eingedrungen sind und eine Herabsetzung der Keimfähigkeit realisiert haben. Immerhin haben die meisten Samen monatelangen Aufenthalt

1) Kurzwelly, l. c. pag. 313.

in wasserfreien Medien, wie Alkohol und Äther, ohne starke Schädigung vertragen.[1])

Zu unserem Versuch wurden Keimlinge aller drei Stadien von den meisten der bisher benützten Samenarten nach 2½monatiger Schwefelsäuretrockenheit zunächst in frisch entwässerten absoluten Alkohol gelegt und in gut verschlossenen Flaschen unter einer mit Chlorcalcium trocken gehaltenen Glocke vier Wochen lang aufbewahrt. Von Brassica und Sinapis wurde ein Teil auch in Benzin gelegt. Nach Befreiung vom Alkohol resp. Benzin und Verdunsten desselben im direkten Sonnenlicht wurden die Keimlinge einen Tag später vier Stunden lang eingequollen und dann in die üblichen Keimapparate gebracht. Von sämtlichen Keimlingen begannen dann nur einige des ersten Stadiums von Brassica wieder aufzuleben und zwar 4 % der mit Benzin und 2 % der mit Alkohol behandelten. Alle übrigen waren tot. Da die Kontrollkeimlinge, deren Lebenstätigkeit die gleiche Zeit lang durch blofses Trockenliegen sistiert war, wenigstens im ersten Stadium noch in beträchtlicher Anzahl bei Befeuchtung weiterlebten (s. Tab. III), so ist klar, dafs der Tod fast aller Keimlinge in diesem Versuch hauptsächlich durch den eingedrungenen Alkohol und durch Benzin beschleunigt worden war. Es ist auch ganz plausibel, dafs angekeimte Samen gegen Alkohol weniger resistent sind als nicht gekeimte. Denn wenn derselbe mit der Zeit in vollständig von der Schale umgebene Samen teilweise einzudringen vermag, so kann er es in Samen mit geplatzter Hülle viel leichter und schneller, selbst in diejenigen Keimlinge, deren Verband mit der Testa noch nicht gelockert ist, nämlich an der Durchbruchstelle der Radicula. Der im reaktionslosen, trockenstarren Zustand befindliche Protoplast allein ist also weniger resistent gegen schädigende Flüssigkeiten als wenn ihm noch ein mechanisches Schutzmittel, z. B. eine für das betreffende Medium schwer durchlässige Zellwand oder Testa zur Verfügung steht.[2]) Von einer Behandlung trockener Keimlinge mit noch anderen wasserfreien giftigen Agentien wurde daher in der Voraussicht negativer Resultate abgesehen.

---

1) Z. B. keimte Sinapis nach 12monatigem Aufenthalt in Alkohol noch bis 60 %,
„ „ „ „ Äther „ „ 80 %.
Ferner vertrugen nach Nobbe (l. c. pag. 116) Kleesamen viermonatigen Aufenthalt in absol. Alkohol ohne Schädigung.

2) Auch Kurzwelly hat an ungekeimten geschälten Samen eine intensivere Schädigung der Objekte durch giftige Stoffe konstatiert (l. c. pag. 315).

9. Behandlung frischer und getrockneter Keimlinge mit Glyzerin und Zuckerlösung.

Im Anschlufs an die Austrockung schien es angebracht, die Wasserentziehung auf osmotischem Wege durch ungiftige Flüssigkeiten, wie Glyzerin oder konzentrierte Zuckerlösung zu bewirken, also zu entscheiden, ob die Keimlinge durch einen Aufenthalt in wasserentziehenden indifferenten Medien ohne Schaden ebensolange konserviert werden könnten, wie durch Austrocknung. Da bei dieser Manipulation, wenigstens in den gewachsenen Zellen, Plasmolyse auftreten mufste, bei fortgesetzter Plasmolyse aber alle Zellen schliefslich absterben, so war wohl zu erwarten, dafs die frischen Keimlinge gegen diese Art der Wasserentziehung nicht sehr resistent sein würden. Auch trockene Keimlinge dürften voraussichtlich in Glyzerin zugrunde gehen, wenn es wasserhaltig ist, denn die Objekte quellen ja in wasserhaltigem Glyzerin. Selbst in Glyzerin, welches nur 5—10 % Wasser enthält, mufs eine Wasseraufnahme seitens der Keimlinge stattfinden, wenn auch bedeutend langsamer als in verdünnterem. In ganz wasserfreiem Glyzerin aber würden sich ganz trockene Keimlinge wahrscheinlich länger halten.

Unter diesen Erwägungen wurden sowohl frische als auch luft- und schwefelsäuretrockene Keimlinge nach einem längeren Aufenthalt in verschieden konzentriertem Glyzerin auf ihre Lebensfähigkeit hin untersucht und zum Vergleich wurde auch der Einflufs des Glyzerins auf ungekeimte, trockene oder eben gequollene Samen konstatiert. Ältere Versuche einiger Forscher haben bereits ergeben, dafs ungekeimte Samen den Aufenthalt in „dickem" Glyzerin (Handelsmarke) ziemlich lange ertragen können, weil besonders die Samenhülle zufolge ihres anatomischen Baues für Glyzerin schwer durchlässig ist.[1]) Nobbe (l. c. pag. 103) konstatierte z. B., dafs das Benetzen des Saatgutes mit Glyzerin vor dem Keimen zwar nicht schädlich, sicherlich aber nicht nützlich ist und Giglioli[2]), der hauptsächlich mit Luzernensamen operierte, fand, dafs nach 129tägigem Aufenthalt in „gewöhnlichem" Glyzerin noch 40 % dieser Samen keimfähig war, nach 484 Tagen aber nur mehr 5,2 %. Also wirkt mit der Zeit das Glyzerin selbst auf ungekeimte Samen schädlich. Da nun das Glyzerin des Handels noch ziemlich viel Wasser — mindestens 5—10 % —

---

1) Nobbe, Samenkunde 1876 pag. 117.

2) Resistenza dei semi, e specialemente dei semi di medica, all'azione prolungata di agenti chimici gassosi e liquidi". Gazetta chimica italiana 1879 pag. 490.

enthält, so war es mit der Länge der Zeit wahrscheinlich in die Samen eingedrungen und es dürften sich die Samen mit wasserfreiem Glyzerin wohl noch viel länger am Leben gehalten haben. Da auch die zu unseren Versuchen benutzten ungekeimten Samen in fast wasserfreiem Glyzerin sicher sehr lange am Leben geblieben wären, so wurden dieselben nur mit wasserhaltigem Glyzerin behandelt.

Zunächst wurden Samen von Brassica Napus, Pisum sativum, Helianthus annuus, Cucurbita Pepo, Vicia faba maior und minor, Lup. albus, L. luteus, Triticum vulgare und Zea Mays in 40, 60 und 75proz. Glyzerin[1]) nur quellen gelassen und dann auf ihre Keimfähigkeit hin nach schneller und langsamer Wasserzufuhr geprüft. Die langsame Wasserzufuhr geschah so, dafs die mit Wasser schnell, aber gründlich abgespülten Samen zwischen Fliefspapier abgetrocknet und dann in die Keimapparate gelegt, die schnelle so, dafs die abgespülten Samen vor dem Keimen 24 Stunden in Wasser belassen wurden. Da die Quellung unregelmäfsig vor sich ging, so wurde, um eine gleichmäfsige Versuchsanordnung zu erhalten, ein achttägiger Aufenthalt in Glyzerin durchgeführt, wenn auch manche Samen innerhalb dieser Zeit nicht vollständig aufgequollen waren. Je nach dem Stadium der Quellung war das Glyzerin bei den einen weiter eingedrungen als bei den andern (siehe Tab. XVI pag. 297).

Aus nachstehender Tabelle geht zur Evidenz hervor, dafs wasserhaltiges Glyzerin auf trockene Samen schon binnen acht Tagen einen schädigenden Einflufs ausübt und zwar um so mehr, je verdünnter das Glyzerin ist. Dabei bietet schnelle Wasserzufuhr bedeutenden Vorteil vor langsamer, weil bei langsamer das in die Samen eingedrungene Glyzerin allmählich hinausdiffundiert und an der Aufsenfläche der Samen haften bleibend einen vorzüglichen Nährboden für Schimmelpilze bietet, so dafs der Nachteil, von diesen zerstört zu werden, gröfser ist als der bei schneller Wasserzufuhr, dafs durch plötzlichen Wechsel der osmotischen Druckzustände in den Zellen ganze Gewebekomplexe zerplatzen, wie dies zuweilen tatsächlich vorgekommen ist. Die Schädigung macht sich sowohl durch Verringerung der Keimprozente als auch durch teilweise Retardierung des Keimprozesses bemerkbar.

Zur weiteren Kenntnis der Glyzerineinwirkung wurden darauf 24 Stunden in Wasser gequollene, zwischen Fliefspapier abgetrocknete Samen von Helianthus, Brassica, Cucurbita, Pisum, Vic. faba maior,

1) Diese Konzentrationen wurden durch entsprechende Verdünnung eines fast wasserfreien Glyzerins hergestellt, welches höchstens 2% H_2O enthielt.

Tab. XVI. Keimfähigkeit ungekeimter Samen nach der Quellung in verdünntem Glyzerin.

a = bei langsamer Wasserzufuhr; b = bei schneller Wasserzufuhr.

		8 Tage i. 40proz. Glyzerin		8 Tage i. 60proz. Glyzerin		8 Tage i. 75proz. Glyzerin		Keimzahlen d. Kontrollsamen i. Prozenten
		langs. a	schnell b	langs. a	schnell b	langs. a	schnell b	
Brassica	normal	19	15	7	—	36	30	
	verzögert	23	52	52	14	26	46	
	in Summa	42	67	59	14	62	76	87
Pisum	normal	3	11	6	55	15	49	
	verzögert	—	—	—	—	—	—	
	in Summa	3	11	6	55	15	49	82
Helianthus	normal	12	35	3	51	9	60	
	verzögert	6	—	—	4	—	—	
	in Summa	18	35	3	55	9	60	86
Cucurbita	normal	—	75	17	77	20	58	
	verzögert	25	—	—	—	—	8	
	in Summa	25	75	17	77	20	66	80
Vic. faba maior	normal	66	63	6	78	71	100	
	verzögert	—	12	41	15	15	—	
	in Summa	66	75	47	93	86	100	100
Vic. faba minor	normal	81	81	56	91	55	95	
	verzögert	6	—	25	—	27	—	
	in Summa	87	81	81	91	82	95	95
Lup. albus	normal	65	73	95	100	100	100	
	verzögert	—	—	—	—	—	—	
	in Summa	65	73	95	100	100	100	100
Lup. lut.	normal	—	—	92	90	60	60	
	verzögert	8	13	—	—	24	25	
	in Summa	8	13	92	90	84	85	87
Triticum	normal	82	78	84	86	79	71	
	verzögert	—	—	—	—	—	—	
	in Summa	82	78	84	86	79	71	94
Zea Mays	normal	50	52	25	87	25	52	
	verzögert	16	—	20	—	33	—	
	in Summa	66	52	45	87	58	52	92

Lup. albus, Zea Mays und Triticum 14 Tage lang in 75proz. und ganz konzentriertem Glyzerin belassen und nach dem Abspülen nach schneller Wasserzufuhr zum Keimen ausgelegt. Das Resultat war, dafs sich mehrere Arten bereits als keimunfähig erwiesen und dafs die Keimzahlen der übrigen Spezies selbst nach dem Aufenthalt in konzentriertem Glyzerin merklich gesunken waren. Siehe Tab. XVII.

Tab. XVII. Keimprozente 24 Stunden gequollener Samen nach 14tägigem Aufenthalt in 75- und 100proz. Glyzerin.

	75proz. Glyzerin	100proz. Glyzerin	Normale Keimprozente
Zea Mays	29	64	92
Triticum	7	43	94
Pisum	—	—	82
Vic. faba maior	—	—	54
Lupin. albus	—	—	100
Helianthus mit Schale . .	52	62	90
„ ohne Schale .	72	92	
Brassica	7	46	87
Cucurbita mit Schale . .	100	94	100
„ ohne Schale .	88	100	

Die nachteilige Wirkung des Glyzerins war also auf gequollene Samen viel intensiver als auf trockene. Nach dreimonatigem Aufenthalt in verdünntem sowohl wie in konzentriertem Glyzerin mit und ohne Schale hatten eben gequollene Samen alle ihr Leben eingebüfst, mit Ausnahme von Helianthus, dessen Fruchtschale übrigens vor dem Auslegen in das Keimbett entfernt worden war. In konzentriertem Glyzerin blieben 76 % bei langsamer, 60 % bei schneller Wasserzufuhr lebensfähig, aufserdem 7 % der Kotyledonen. In 85proz. Glyzerin blieben 48 % der ganzen Samen lebendig und aufserdem noch 17 % der Kotyledonen, in 50proz. aber gar keine. Siehe Tab. XVIII.

Tab. XVIII.

Nach einem 3monatigen Aufenthalt	in 50proz. Glyzerin	in 85proz. Glyzerin	in konzentr. Glyzerin bei schneller Wasserzufuhr	in konzentr. Glyzerin bei langsamer Wasserzufuhr
blieben lebendig	—	ganze Keimlinge 48 %	ganze Keimlinge 60 %	ganze Keimlinge 76 %
	—	Kotyledonen 17 %	Kotyledonen 7 %	—

An diesen entwicklungsfähigen Helianthussamen war die Wurzelspitze meist tot, wurde aber durch eine neue ersetzt. Bei einigen Objekten waren Radicula und Plumula lädiert, während die dazu gehörigen Kotyledonen unbeschädigt und lebendig geblieben waren.

Konstatieren wir nun die Wirkung des Glyzerins auf gekeimte Samen. Keimlinge der meisten bisher verwendeten Samenarten wurden in den drei Keimstadien frisch, nach kurzem Abtrocknen zwischen Fliefspapier, teils in konz. Zuckerlösung (50proz.), teils in verschieden konzentriertes Glyzerin gelegt und zwar in Glyzerin mit 50, 25, 15 Gewichtsprozenten Wasser, und in fast wasserfreies. Nach drei Mo-

Tab. XIX. Prozentzahlen der weitergewachsenen getrocknet gewesenen Keimlinge nach einmonatigem Aufenthalt in konz. Glyzerin.

	Stad.	der lufttrocknen	der H_2SO_4-trocknen	der Kontrollkeimlinge
Brassica	I	49	46	96
	II	3	—	31
	III	—	—	—
Secale	I	4	6	90
	II	—	—	92
	III	2 Plumulae	22	100
Helianthus	I	13	30	komplet 28 Kotyledon. 20
	II	—	—	—
	III	—	—	—
Pisum und Lup. alb.	I	—	—	—
	II	—	—	—
	III	—	—	—

naten waren, wie vermutet, sämtliche Keimlinge tot. Nur von Helianthuskeimlingen, die in 85proz. Glyzerin gelegen hatten, waren 9 % der Kotyledonen des zweiten Stadiums lebendig geblieben mit gleichen Reproduktionsfähigkeiten, wie sie getrocknete Kotyledonen besafsen, und von Secale-Keimlingen, die in konzentriertem Glyzerin gelegen hatten, war das erste Blatt einer einzigen Plumula gewachsen und ergrünt, nach mehreren Tagen aber zugrunde gegangen. Da eine Schädigung durch plötzliche Verdünnung des Aufsenmediums resp. Aufhebung der Plasmolyse bei schneller Befeuchtung eingetreten sein konnte, so wurde ein Teil der Keimlinge auch unter allmählicher Wasserzufuhr ausgelegt, aber ebenfalls erfolglos, weil mit den oben

erwähnten wenigen Ausnahmen alle Zellen bereits tot waren. Glyzerin sowohl wie Zuckerlösung hatten Zellwände und Plasma derartig durchsetzt, dafs die Keimlinge ein ganz glasiges Aussehen bekommen hatten. Ein anderer Versuch lehrte, dafs frische Keimlinge bereits nach einmonatigem Aufenthalt in konzentriertem Glyzerin zugrunde gehen.

Resistenter verhielten sich die luft- und schwefelsäuretrockenen Keimlinge in konzentriertem Glyzerin. Keimlinge von Brassica, Secale, Helianthus, Pisum und Lup. albus, welche $2^1/_2$ Monate lang teils an der Luft, teils über H_2SO_4 getrocknet waren, wurden einen Monat lang in konzentriertem Glyzerin aufbewahrt und dann nach schneller Wasserzufuhr in die Keimapparate gelegt. (Siehe Tab. XIX.)

Durch Vergleich mit den Kontrollkeimlingen, welche dieselbe Zeit statt in Glyzerin an der Luft gelegen hatten, ist zu ersehen, dafs zwar die Zahl der lebensfähigen Keimlinge nach dem Aufenthalte in Glyzerin bedeutend abgenommen hatte, aber gegenüber den frischen Keimlingen war die Resistenz der getrockneten, besonders der schwefelsäuretrockenen, in konzentriertem Glyzerin ganz ansehnlich. Jedenfalls entspricht dieses Ergebnis völlig unseren Voraussetzungen, nach welchen sich trockene Keimlinge in möglichst wasserfreiem Glyzerin länger halten würden als frische, und nach welchen mit weitgehendstem Ausschlufs von Wasser die Resistenz der Samen und Keimlinge gegen Glyzerineinwirkung erhöht würde.[1])

Ziehen wir das Fazit aus den Versuchen mit verschiedener Glyzerinbehandlung der Samen und Keimlinge, so ergibt sich folgendes: Je verdünnter und länger Glyzerin auf trockene sowohl wie frische Keimlinge einwirkt, desto mehr schädigt es dieselben. Selbst eben gequollene und sogar trockene ungekeimte Samen werden dem Grade der Verdünnung gemäfs in ihrer Keimfähigkeit mehr oder weniger gestört. In konzentriertem Glyzerin sind getrocknete Keimlinge resistenter als frische, und zwar schwefelsäuretrockene mehr wie lufttrockene, jedoch ist ihr Aufenthalt in Glyzerin um vieles nachteiliger als der an der Luft. Mithin kann die von Nobbe[2]) aufgestellte Behauptung, das früher als Keimungserreger empfohlene Glyzerin wirke „nicht förderlich“, dahin erweitert werden, dafs Glyzerin, zumal wasserhaltiges, unter allen Umständen schädlich influiert. Bei allen erneuten Keimungs- und Wachstumsbedingungen ist schnelle Wasserzufuhr vorteilhafter als langsame.

---

1) Vgl. das analoge Verhalten ungekeimter Samen gegenüber wasserfreien giftigen Flüssigkeiten bei Kurzwelly, l. c. pag. 309 ff.

2) Samenkunde 1876 pag. 283.

II. Versuche an Moos- und Farnsporen.

Gleich den Samen der meisten Phanerogamen zeichnen sich die Sporen vieler Kryptogamen durch grofse Resistenz gegen Austrocknung aus.[1]) Ob sie aber analog den Samen in angekeimtem Zustande bis zu einem gewissen Grade der Austrocknung widerstehen, darüber ist, mit Ausnahme der Pilze,[2]) nichts näheres bekannt. Prüfen wir daraufhin zunächst die Sporen einiger Laubmoose, deren Austrocknungsfähigkeit in ungekeimtem Zustand alle bisherigen Beobachtungen an anderen Kryptogamensporen übertrifft. Keimten doch nach Schimper[3]) noch Laubmoossporen, welche 50 Jahre lang trocken gelegen hatten; und nach Schröder (l. c.) sind sogar die vegetativen Formen der Laubmoose mehrere Jahre lang austrocknungsfähig und ihr zartes Protonema verträgt monatelange Luft- und Schwefelsäuretrockenheit, wenn es langsam eingetrocknet wird, wobei einzelne Zellen oder Zellreihen mit verdickter Membran in eine Art Dauerzustand übergehen sollen. Darnach dürften wahrscheinlich auch die eben gekeimten Organe austrocknungsfähig sein.

a) Laubmoose.

Frische Sporen von Barbula muralis, Bryum inclinatum und Physcomitrium pyriforme wurden auf Gipsblöcke gesät und nach der unter „Methodik“ (C.) angegebenen Weise zum Keimen gebracht. Zwar keimten die Sporen sehr unregelmäfsig, doch konnte durch Herstellung je dreier Aussaaten von jeder Spezies und verschieden lange Keimzeit erreicht werden, dafs die Blöcke von einem der drei Stadien die Mehrzahl trugen. Barbula keimte in diesen drei Stadien gewöhnlich nur an einer Stelle der Spore und zwar mit einem relativ breiten chlorophyllreichen Keimfaden. In Stad. I hatte sich nach der Teilung der stark gequollenen Spore die kleinere Hälfte keilförmig zu verlängern begonnen. In Stad. II war diese Verlängerung zu einem Protonemafaden von zwei Zellen ausgewachsen und in Stad. III zu einem solchen von 3—5 und mehr Zellen, wobei nicht selten ein zweiter chlorophyllhaltiger Protonemafaden auf der entgegengesetzten Seite der Sporenzelle hervorzuwachsen begann. Alle Zellen besafsen zahlreiche, grofse Chlorophyllkörner. — Bryum keimte ähnlich wie Barbula, doch war sein Protonemafaden im Vergleich zur Spore

1) Vgl. Schröder, l. c. pag. 15; de Bary, Pilze 1884 pag. 372; Flügge Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I pag. 437.

2) Siehe pag. 259.

3) Rech. anatom. et morphol. sur les mousses 1848 pag. 22.

dünner und im dritten Stadium nur in den jungen Spitzenzellen stark chlorophyllhaltig, während die basalen Zellen kein oder nur wenig Chlorophyll ausgebildet und Rhizoidcharakter angenommen hatten. Gleichzeitig sprofste dann im dritten Stadium der zweite chlorophyllhaltige Keimfaden auf der entgegengesetzten Sporenseite hervor. — Der erste Keimschlauch von Physcomitrium war rein rhizoidartig, sehr dünn, chlorophyllfrei und hatte im zweiten Stadium die ca. 5fache, im dritten Stadium 8—10fache Länge des Sporendurchmessers. In Stad. I und II war nur eine seitliche grüne Anschwellung an der dem Rhizoidschlauch gegenüberliegenden Stelle der Spore zu sehen; zu einem deutlichen chlorophyllhaltigen Faden wuchs sie erst im dritten und späteren Stadium heran.

Die so ausgekeimten Sporen wurden nun mitsamt den Gipsblöcken drei Monate an der Luft und eine gleich vorbereitete Aussaat im Exsiccator getrocknet. Bei allen drei Spezies wuchs dann nach der Wiederbefeuchtung ungefähr die Hälfte von den luftgetrockneten gekeimten Sporen in allen drei Stadien weiter, von den schwefelsäuregetrockneten weniger als die Hälfte; die übrigen waren zugrunde gegangen. Von den lebensfähigen Keimlingen blieb aber nicht das ganze Protonema resistent, sondern meistens nur ein Teil davon. Bei Barbula, wo alle Zellen viel Chlorophyll besafsen, wuchsen bald die Spitzen-, bald die Basalzellen der ersten Keimachse, bald blofs die primäre Sporenzelle oder die Zelle der zweiten Keimachse, bald eine einzige, von lauter toten umgebene, Zelle im Protonema weiter. Kurz, ganz beliebige Zellen begannen ihre Wachstumstätigkeit von neuem und zwar die Sporen- und die Spitzenzellen in der Richtung der alten Keimachsen, die beiderseits eingeschlossenen Zellen aber oft mit seitlichen Auswüchsen. Hie und da war auch einmal der ganze Vorkeim lebendig geblieben, besonders in den jungen Stadien, wo er noch nicht vielzellig differenziert war und zumeist die Sporenzelle resistent blieb. — Bei Bryum hatten vorwiegend die chlorophyllreichen Spitzen- und primären Sporenzellen ihre Lebensfähigkeit bewahrt, doch wurden auch unter den chlorophyllarmen mittleren Zellen einige entdeckt, welche zwischen toten lebendig geblieben waren und sich bald mit neu erzeugten Chlorophyllkörnern anfüllten. Bei Physcomitrium war der Rhizoidschlauch regelmäfsig abgestorben, soweit er hervorgewachsen war, während die Spore selber und der chlorophyllhaltige Faden des dritten Stadiums der Austrocknung meist Widerstand geleistet hatten. Im ersten und zweiten Stadium wurde der Keimschlauch sehr bald erneuert und zwar entweder in der alten

Richtung oder seitlich abzweigend, jedoch stets an der ursprünglichen Durchbruchstelle, im dritten Stadium aber erst, nachdem der grüne Faden einen gewissen Vorsprung erreicht hatte. Überhaupt verhielt sich Physcomitrium in dieser Beziehung ganz ähnlich wie ein Samenkeimling, dessen Wurzeln durch Austrocknung stets absterben und dessen Plumula unter diesen Umständen eine zeitlang schneller wächst als die neu zu produzierenden Adventivwurzeln.

Durch das Austrocknen waren die gekeimten Sporen total zusammengeschrumpft, aber meist ohne Abhebung des Protoplasten von der Zellwand.[1]) Nur selten war das Plasma von der Zellwand abgehoben und zwar in chlorophyllarmen Zellen, wo sich das Chlorophyll an beiden Querwänden angehäuft hatte. Die Keimfäden waren platt gedrückt und wie ein schmales, dünnes Band wellig zusammengeknickt. Nach dem Befeuchten wurden nur die lebendig gebliebenen Zellen völlig turgescent, so dafs sie von den toten meist leicht zu unterscheiden waren. — Trotz der totalen Schrumpfung und der gänzlichen Wasserentziehung, die bei den exsiccatortrockenen Zellen unzweifelhaft bis zum äufsersten gediehen war, sind also eine grofse Anzahl von gekeimten Sporen lebendig geblieben. Diese Tatsache beweist, ebenso wie die Resistenz ganzer Laubmoospflanzen, noch viel mehr die schon oben aufgestellte Behauptung, dafs die Austrocknungsfähigkeit der Zellen nicht unbedingt von der Speicherung plastischer Reservestoffe abhängig ist. Der Grad der Austrocknung hat sich auch hier durch intensivere Schädigung bemerkbar gemacht, wenn auch nicht so auffällig, wie bei den Samenkeimlingen. Überhaupt ist die Resistenz gekeimter Laubmoossporen gröfser als die gekeimter Samen, was auch mit der Tatsache harmoniert, dafs sogar die entwickelten Pflanzen der Laubmoose monatelang austrocknungsfähig sind. Bryumkeimlinge, welche nach der ersten dreimonatigen Trocknung weitergewachsen und zum zweitenmal an der Luft getrocknet worden waren, vegetierten beim Wiederbefeuchten nach fünf Monaten in nicht unbeträchtlicher Anzahl mit gleicher Reproduktionstätigkeit wie das erstemal weiter, und sicherlich hätten Barbula und Physcomitrium bei wiederholter Austrocknung dieselbe Resistenz bewahrt. Aber die Bildung einer Art Dauerzelle, wie sie Schröder nach langsamer Eintrocknung beobachtet hat und die übrigens nach Heald[2]) ohne Austrocknung auch auf feuchtem Substrat entstehen soll, konnte

1) Die Objekte wurden teils in Öl, teils in konzentriertem Glyzerin betrachtet.

2) Gametophytic Regeneration as exhibited by mosses, and conditions for the Germination of Cryptogam spores. Dissert., Leipzig 1897, pag. 59.

ich bei meinen Objekten nicht konstatieren. Vielmehr unterschieden sich in meinen Versuchen die lebendig gebliebenen Protonemazellen durch nichts von den normalen, frischen. Folglich ist die Austrocknungsfähigkeit des zarten Protonemas nicht an eine Bildung distinkter, sporenähnlicher Zellen gebunden.

b) Lebermoose.

Die Versuche an Lebermoossporen ergaben negative Resultate, indem sämtliche Sporen von Marchantia polymorpha und Anthoceros laevis in allen Keimstadien durch eine dreimonatige Austrocknung an der Luft oder über H_2SO_4 abstarben. Die bei der ersten Befeuchtung blofs gequollenen Sporen von Marchantia waren zwar sowohl nach der Luft- wie nach der Schwefelsäuretrockenheit zumeist keimfähig geblieben, doch kommt diese Tatsache hier weniger in Betracht und mag nur erwähnt sein, um sie der Schröder'schen Angabe, dafs ungekeimte Lebermoossporen nicht sehr resistent sind und ein „gründliches" Austrocknen überhaupt nicht vertragen, gegenüberzustellen. Die gekeimten Sporen, die je nach der Intensität des Lichtes[1]) teils blofs zu einem Keimschlauch, teils zu einer Scheibe von 2—6 Zellen ausgewachsen waren und im Vergleich zu den Protonemazellen der Laubmoose wenig Chlorophyll enthielten, waren nach der Austrocknung sämtlich tot. Somit erstreckt sich die bisher konstatierte gröfsere Empfindlichkeit der vegetativen Lebermoose gegen Austrocknung, speziell den Laubmoosen gegenüber, auch auf ihre eben ausgekeimten Sporen, was eigentlich nicht zu verwundern ist, da die Lebensweise der Lebermoose für gewöhnlich einen feuchteren Standort erfordert als die der Laubmoose.

c) Farne.

Da die Farnprothallien das Austrocknen nicht vertragen (Schröder, l. c. pag. 13), so stand zu erwarten, dafs auch die gekeimten Farnsporen gegen Austrocknung nicht sehr resistent sein würden, wenn auch die ungekeimten im ausgetrockneten Zustand in der Regel lange keimfähig bleiben. Eine Ausnahme machen z. B. die Sporen mancher Osmundaceen und Hymenophyllaceen[2]), die ihre Keimfähigkeit bald verlieren.

Frische, gekeimte Sporen von Aspidium angulare, A. filix mas, A. falcatum, Asplenium lucidum und Ceratopteris thalictroides waren

1) Leitgeb, „Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht." Sitzgsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien 1876, Bd. 74 pag. 429.

2) Sadebeck in Schenks Handb. d. Bot. 1879, Bd. I pag. 156.

nach $2^1/_2$monatiger Austrocknung an der Luft und über H_2SO_4 alle tot, während die blofs gequollen gewesenen Sporen von Aspid. fil. mas. und Aspid. angulare dieser intensiven Austrocknung zum gröfsten Teil widerstanden hatten und, ohne Schaden gelitten zu haben, bei Befeuchtung normal keimten. — Ceratopteris hatte zuerst blofs einen Rhizoidschlauch ausgetrieben, der im zweiten Stadium 3—4mal so lang war als die Spore. Erst im dritten Stadium waren die ersten Prothalliumzellen hervorgesprofst. Bei den Sporen der übrigen Spezies hatte dagegen die Bildung eines Prothalliums sofort begonnen. Im ersten Stadium waren zwei Prothalliumzellen vorhanden, von denen stets die basale (primäre) seitlich ein Rhizoid ausgesandt hatte.[1]) Im zweiten und dritten Stadium waren die Prothalliumzellen zu einem 3—5zelligen, wulstigen, unregelmäfsig gewundenen Schlauch herangewachsen, der bei gleicher Breite der gequollenen Spore die ca. 3—6fache Länge besafs, während das schmale Rhizoid sehr klein geblieben war, höchstens doppelt so lang als die Spore. Die gewöhnliche Gestaltung der Prothalliumzellen war also, wahrscheinlich infolge mäfsigen Tageslichtes[2]), unterblieben.

Durch das Trocknen waren die Zellen ohne Abhebung des Protoplasten von der Zellmembran total zusammengeschrumpft, wobei sich die verblafsten Chlorophyllkörner zu gröfseren Haufen an den beiden Querwänden der Zellen angehäuft hatten. Nach dem Befeuchten wurden die Zellen nicht wieder turgescent und liefsen sich nicht mehr plasmolysieren, waren also tot. Ihre Resistenz gegen Austrocknung ist somit ebenso gering, wie die der ausgewachsenen Prothallien. Das dürfte wohl auch darauf zurückzuführen sein, dafs die Farnprothallien einen stets feuchten Boden gewohnt sind.

Dieser zweite Teil unserer Untersuchungen läfst erkennen, dafs ebenso wie den Dauer- und Vegetativzuständen unserer Farne und Moose, auch den eben gekeimten Sporen derselben in Anpassung an ihre Lebensweise eine verschiedene Austrocknungsfähigkeit eigen ist, welche durch eine spezifische Eigenschaft des Plasmas bedingt sein mufs.

III. Versuche mit Pilzsporen.

Im folgenden wollen wir uns nun der Austrocknungsfähigkeit gekeimter Pilzsporen zuwenden. Zur Untersuchung gelangten die

1) Vgl. auch Heald, l. c. pag. 63.

2) Vgl. Kny, „Beitr. z. Entwicklungsgesch. d. Farnkräuter.“ Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 8, 1877, pag. 13.

frischen Sporen der gewöhnlichsten Schimmelpilze Aspergillus niger Van Tieghem, Penicillium glaucum Linck, Botrytis cinerea und Mucor stolonifer. Ihre ungewöhnliche Resistenz gegen extreme Einflüsse im ungekeimten Zustande ist ja zur Genüge festgestellt[1]) und Gegenstand so zahlreicher Versuche gewesen, dafs wir uns nicht mit dieser Frage beschäftigen und nur dem Thema gemäfs die Frage nach der Resistenz der eben gekeimten Sporen berücksichtigen wollen. Nach den meisten bisherigen Angaben[2]) sind die Keimfäden der Pilzsporen sehr empfindlich und gehen schon nach kurzer Austrocknung zugrunde. Dagegen erwähnt Duggar (l. c. pag. 65), dafs auf Nährlösung ausgekeimte Aspergillussporen nach acht Stunden oder „wann alle ausgekeimt waren“ abfiltriert und auf dem Filter getrocknet, nach 65 Tagen noch zirka zur Hälfte an Zahl lebendig waren. Wenn man aber bedenkt, wie leicht man eine ungekeimte Spore übersehen kann, selbst wenn man die einzelnen jungen Mycele in zählbarer Menge im Hängetropfen unter dem Mikroskop betrachtet, so bietet die Methode von Duggar keine absolute Sicherheit vor Täuschungen, denn es können zahlreiche, vor dem Trocknen nicht ausgekeimte Sporen mit auf das Filter gekommen sein. Die Austrocknungsfähigkeit gekeimter Pilzsporen in einem Kulturmedium war also noch näher zu untersuchen. Ohne Substrat sind die vegetativen Fäden oben genannter Pilze auf jeden Fall nicht austrocknungsfähig (vgl. pag. 259). Wie werden sich aber die gekeimten Sporen derselben mit einem Nährsubstrat, beispielsweise Zuckerlösung, eingetrocknet verhalten?

1. Austrocknung in verdünnten und konzentrierten Lösungen von Rohrzucker.

Zunächst wurden gekeimte Sporen von Aspergillus, Botrytis und Penicillium[3]) in Nährlösung von 1—10 % Rohrzuckergehalt direkt im Hängetropfen eingetrocknet bei einer Temperatur von durchschnittlich 20 ° C. Nach ¼—½ Stunde waren die Tropfen gewöhnlich schon zu einer zähen Masse eingetrocknet und nach 24 Stunden zu einer harten, ziemlich trockenen Masse geworden. — Die Zusammensetzung

1) Siehe Nägeli, De Bary, Schröder, Lode, Flügge, Kurzwelly, Wehmer, Pfeffer, l. c. l. c.

2) Siehe pag. 259.

3) Zu sämtlichen Versuchen diente frisches Sporenmaterial, das von Kulturen auf 10proz. Rohrzuckerlösung stammte.

der Nährlösungen war folgende: Aufser 1 resp. 2, 4, 6, 8, 10 % Rohrzucker

zucker	$MgSO_4 + 7H_2O$	0,25
	KH_2PO_4	0,5
	Pepton	2,0
	H_2O	ad 200,0

Fast in jedem Tropfen waren die verschiedensten Keimstadien enthalten: Sporen mit eben hervorgetretenem Keimschlauch und solche mit 2—10- und noch mehrzelligem Mycel. Nach 24stündiger Austrocknung an der Luft wurden die Kulturen wieder befeuchtet,[1]) teils direkt mit einem Tropfen Wasser oder 5—10prozentiger Nährlösung (schnelle Wasserzufuhr), teils indirekt, indem sie über eine feuchte Kammer gelegt wurden, in welcher der Zucker von selbst langsam Wasser anzog. In keinem Falle entwickelte sich irgend ein Mycel der zahlreich angesetzten Kulturen von Aspergillus, Penicillium und Botrytis. Aspergillussporen, welche auf Leitungswasser ausgekeimt und dann getrocknet waren, wuchsen nach Befeuchtung mit Zuckerlösung erklärlicherweise ebenfalls nicht weiter. Es entstand daher die Frage: Wie verhalten sich die Sporen gegen Austrocknung, wenn sie in noch höher konzentrierter Nährlösung gekeimt sind? Da die meisten Schimmelpilze noch auf 50proz. Zuckerlösung wachsen,[2]) wurde als Kulturmedium obige Nährlösung so modifiziert, dafs sie 50 % Rohrzucker enthielt. Ferner wurden 40-, 30-, 20prozentige Lösungen aus der 50prozentigen durch entsprechende Verdünnung hergestellt. Nach dem Eintrocknen der jungen Mycelien in diesen konzentrierten Nährtropfen und vorsichtiger Wiederbefeuchtung derselben ergab sich nun die beachtenswerte Tatsache, dafs die meisten Mycelien noch lebendig und wachstumsfähig waren. Freilich waren fast in jedem mehrgliedrigen Mycel einige Zellen abgestorben — an manchen war sogar nur eine einzige

---

1) Selbstverständlich wurde stets steril gearbeitet und zu allen Tropfenkulturen ein und dieselbe Platinöse benutzt, um bei Wiederbefeuchtung die Konzentrationen der Tropfen ungefähr abschätzen zu können.

2) Nach Eschenhagen (Über den Einflufs von Lösungen verschiedener Konzentration auf das Wachstum von Schimmelpilzen, 1889, pag. 35) liegt das Maximum der Zuckerkonzentration:

für Aspergillus	bei	53 %
„ Penicilium	„	55 %
„ Botrytis	„	51 %

Vgl. ferner Pantanelli, „Zur Kenntnis der Turgorregulation bei Schimmelpilzen". Jahrb. f. w. Bot. 1904 Bd. 40 pag. 357. Nach Klebs (Beding. d. Fortpfl. etc. 1896 pag. 461) wuchsen andere Pilze, z. B. Eurotium repens, in bedeutend höheren Zuckerkonzentrationen.

Zelle resistent geblieben —, aber die, welche einmal entwicklungsfähig geblieben waren, traten ein neues reproduktives Wachstum an, indem sie in wenigen Stunden zunächst auf das 2—3fache des ursprünglichen Querdurchmessers anschwollen (infolge des anfänglichen osmotischen Überdrucks im Innern der Zelle), und dann nach beliebigen Richtungen hin ihre Seitenäste von normalem Durchmesser aussandten.[1]) Selbst im ersten Auskeimungsstadium befindliche Sporen, die noch keinen septierten Keimfaden besafsen, konnten weiterwachsen, jedoch fiel es auf, dafs von den jüngeren Stadien bedeutend weniger resistent blieben als von den älteren, dafs also die Pilzmycelien sich in ihrer Resistenz gegen Austrocknung hinsichtlich des Keimstadiums gerade umgekehrt verhielten wie die Samen. Je gröfser die Anzahl der Zellen und je weiter das Stadium der Keimung vorgerückt war, desto mehr Mycelien hielten der Austrocknung stand, ohne dafs bestimmte Zellen, etwa die Spitzenzellen oder die primären Sporenzellen, besonders bevorzugt erschienen; ganz beliebige Zellen wuchsen weiter, bald eine oder mehrere Zellen aus der Mitte, bald vom apikalen, bald vom basalen Teil der Hyphen. Seltener blieb das ganze Mycel lebendig. Falls eine einzige Zelle inmitten von abgestorbenen resistent geblieben war, was nicht selten eintrat, so konnte sie ein vollständiges, normales, conidientragendes Mycel reproduzieren.[2])

Vor der Austrocknung zeichneten sich die jungen Spitzenzellen durch homogenes Plasma aus, während die älteren Zellen Vakuolen bildeten, die mit dem höheren Alter der Zellen an Zahl und Gröfse immer mehr zunahmen, wie das schon von Eschenhagen (l. c. pag. 8) beschrieben worden ist. Das Wachstum der Pilze ging etwas langsamer vonstatten als in den niedrigeren Konzentrationen, die Länge der Zellen nahm, durch häufigere Querteilung ab[3]) und die Dicke der Zellmembranen zu. Doch war der Unterschied gegenüber den auf verdünnterer Lösung gewachsenen Pilzen — wenigstens in den Sta-

---

1) Vgl. das Verhalten normaler Pilze, bei welchem gleich nach der Verdünnung der Aufsenflüssigkeit eine Wachstumshemmung eintritt, die aber nur transitorisch ist. Späterhin, wenn die Pilze dem verdünnten Medium akkomodiert sind, beginnt ein normales Wachstum. Pfeffer, Physiol. II. Aufl. B. II pag. 138; Pantanelli, l. c. pag. 360.

2) Dafs bei manchen frischen Schimmelpilzen jede Zelle des Mycels nach dem Abtrennen das Ganze zu reproduzieren vermag, ist bereits durch Klebs bekannt: Jahrb. f. w. Bot. 1900 Bd. 35 pag. 180; und nach Van Tieghem (Ann. d. sc. nat. 1875 S. VI T. 1 pag. 19) sind sogar kleine isolierte Plasmastücke von Mucor, wenn sie einen Kern enthalten, zur Totalregeneration fähig.

3) Vgl. Klebs, l. c. pag. 515; Pantanelli, l. c. pag. 360.

dien, die für unsere Zwecke in Betracht kommen — nicht so frappant, um besonders berücksichtigt zu werden. Die Zellen waren zwar um ein geringes Volumen eingeengt, aber eine völlige Verschrumpfung, wie man wohl erwarten könnte, war nicht eingetreten. Ihre Zellmembran war ganz straff geblieben und das Plasma nur stellenweise von den Längswandungen losgelöst. Die Einbuchtungen desselben hatte der nachgedrungene Zucker ausgefüllt. Also keine regelrechte Plasmolyse war eingetreten, sondern ein stückweises Abheben des Protoplasten von der longitudinalen Zellmembran.[1]) Nach der Befeuchtung rückte das Plasma binnen wenigen Minuten wieder vollständig an die Zellwand heran, so dafs das ganze Mycel turgescent und lebendig erschien. Nach mehreren Stunden begann aber das Plasma in vielen Zellen wieder zurückzutreten von den Wandungen und zwar zuerst von den Querwänden, später auch von den Längswänden, um nach 1—2 Tagen unter körnigem Zerfall seinen Tod erkennen zu lassen. Die resistenten Zellen aber entwickelten sich in der oben angegebenen Weise.

Die Befeuchtung der eingetrockneten Zuckermasse geschah bei diesen Versuchen vergleichshalber ebenfalls teils direkt mit Wasser, teils mit 10—50prozentig. Zuckerlösung, teils durch blofses Legen über eine feuchte Kammer (Papprahmen oder Glaskammer). Übrigens ging die Wasseranziehung des Zuckers über einer feuchten Kammer doch noch so schnell vor sich, dafs von einer wirklich langsamen Verminderung der Konzentration nicht die Rede sein konnte und die Gefahr des Absterbens durch schnellen Konzentrationswechsel der Nährflüssigkeit [2]) bestehen blieb. Es trat auch kein Unterschied in der Wirkung dieser verschiedenartigen Befeuchtung auf. Nach der Befeuchtung mit 30prozentig. Zuckerlösung erholten sich nicht mehr Mycelien wie nach der mit Wasser. Jedoch durfte die Verdünnung augenscheinlich nicht unter 10 % sinken, denn in den Tropfen, welche über einem sehr feuchten Papprahmen so viel Wasser angezogen hatten, dafs sie das 2—3fache ihres ursprünglichen Volumens ausmachten, waren die Zellen fast durchweg zur Weiterentwicklung unfähig. Zur Wiederbenetzung durften also nur mäfsig feuchte Papprahmen dienen, falls nicht Glaskammern mit Lösungen geeigneter Konzentration benutzt wurden.

Was nun die Austrocknungsfähigkeit selber betrifft, so ist sie bei unseren Pilzen nicht gleich, denn die Aspergillus-Fäden liefsen

1) Eine ähnliche Loslösung des Plasmas wurde in gewissen Fällen auch von Pantanelli an Mycelzellen von Aspergill. flavus beobachtet (l. c. pag. 342).

2) Siehe Pfeffer, Physiol. II. Aufl. II, 138.

sich, ohne ihre Lebensfähigkeit zu verlieren, nur in 30—50proz. Zuckerlösung eintrocknen, während die von Penicillium und Botrytis dies bereits in 20proz. zuliefsen. Aber bei allen drei Arten war nach 25 Tagen noch keine Abnahme der Resistenz zu bemerken. Selbst nach $2^1/_2$ Monaten waren von Botrytis und Penicillium (auf 20proz. Lösung ausgekeimt) noch Zellen lebendig geblieben, und von Aspergillus-Mycelien, in 50proz. Lösung an der Luft eingetrocknet, waren nach drei Monaten fast alle noch lebensfähig und wuchsen nach der Befeuchtung (mit 20prozentig. Zuckerlösung) mit derselben Energie weiter wie die, welche blofs 24 Stunden eingetrocknet waren. Allerdings wurde der Zucker an der Luft nicht völlig trocken und behielt die Konsistenz einer harten, klebrigen Bonbonsmasse, also ca. 5 % Wasser. Aber über H_2SO_4 getrocknete Kulturen blieben ebenfalls resistent, und zwar bis zu einer Dauer von 25 Tagen ohne Nachteil gegenüber den luftrockenen, obgleich hier die Wasserentziehung viel stärker war. Erst später trat ein deutlicher Unterschied zwischen den luft- und schwefelsäuretrockenen Kulturen hervor. Nach drei und vier Monaten hatten nämlich unter allen auf 20—50proz. Zuckerlösung gekeimten Sporen nur noch wenige von den auf 50proz. Zucker gewachsenen Aspergillushyphen ihre Lebensfähigkeit bewahrt. Von den übrigen wurde zwar ein Teil nach der Befeuchtung scheinbar turgescent, aber die meisten Zellen zeigten sofort durch ihr zerrissenes und körniges Plasma an, dafs sie tot waren. Ganz harte, glasige, an der Oberfläche rissige Zuckermassen zeugten von der intensiveren Austrocknung im Exsiccator. Dafs die Pilze hierdurch mehr in Mitleidenschaft gezogen wurden, wie durch Eintrocknung an der Luft, läfst sich denken, nachdem bereits aus den früheren Versuchen hervorgegangen ist, dafs Schwefelsäuretrockenheit schädlicher wirkt als Lufttrockenheit.

2. Können Pilze verdünnter Nährlösung durch Akkomodation an konzentrierte austrocknungsfähig werden?

Die auffallende Tatsache, dafs nur die auf konzentrierteren Zuckerlösungen gekeimten Pilze austrocknungsfähig waren, führte zu der neuen Frage, ob sich Pilzkeimlinge, die auf verdünnter Zuckerlösung gewachsen sind, derartig an konzentriertere anpassen, dafs sie sich ohne abzusterben eintrocknen lassen, wie wenn sie direkt auf konzentrierter Lösung gewachsen wären. Wir wissen, dafs sich namentlich die Zellen niederer Organismen einer allmählichen Verdünnung oder Konzentrierung der Nährflüssigkeit ohne Nachteil akkomodieren und dafs speziell die Schimmelpilze sogar eine plötzliche

Konzentrationsänderung um den osmotischen Wert einer 4proz. NaCl-Lösung, allerdings unter vorübergehender Wachstumsstörung, vertragen.[1]) Es handelte sich nun bei unseren Versuchen zunächst darum, die allmähliche Steigerung der Konzentration so zu leiten, dafs die einzelnen Tropfen nicht zu schnell eintrockneten, andererseits aber auch nicht zu langsam, damit die relativ sehr schnell wachsenden Mycelfäden nicht zu grofs wurden, um sie bei späteren Beobachtungen mit Hilfe von Skizzen unterscheiden zu können. Nach einigen mifslungenen Versuchen wurde diese Aufgabe auf folgende Weise zu lösen gesucht. Nachdem die Auskeimung auf gewöhnliche Weise eingeleitet war, wurden morgens die Deckgläschen mit dem Nährtropfen nach unten auf einen trockenen Papprahmen gelegt und mehrere Stunden bis ca. $^1/_2$ Tag unter einer Glocke bei Zimmertrockenheit stehen gelassen, bis die Konzentration der Tropfen ungefähr 40—50proz. zu sein schien.[2]) Dann wurden die Präparate ca. 2 Stunden in einen wasserdampfgesättigten Raum gebracht, innerhalb welcher Zeit sie sich vermutlich der höheren Konzentration angepafst hatten, während die Konzentration selber in dieser Zeit nicht steigen, höchstens ein wenig fallen konnte. Darauf wurden sie wieder einige Stunden in einen nichtdampfgesättigten Raum gestellt (bis zirka abends), wo die Tropfen die Konzentration von ungefähr 80 $^0/_0$ annahmen und das Wachstum der Pilze bestimmt sistierte, so dafs die Kulturen jetzt vor dem Weiterwachstum gesichert, aber, ohne einzutrocknen, die Nacht über wieder in einem feuchten Raum aufbewahrt werden konnten. Am anderen Morgen wurden dann die Deckgläschen zur völligen Eintrocknung des Zuckers auf die übliche Manier in Petrischalen aufbewahrt. Auf diese Weise blieben tatsächlich Pilze, welche ursprünglich auf 10- und 5proz. Zuckerlösung ausgekeimt waren, gegen Austrocknung resistent. Ihr Aussehen vor und nach der Wiederbefeuchtung war natürlich das gleiche wie bei den direkt in hoher

---

1) Siehe Pfeffer, Physiol. II. Aufl. Bd. II pag. 330. Nach Eschenhagen (l. c. pag. 35) starben Pilze, welche aus 1proz. in 40proz. Zuckerlösung übertragen wurden, ab, aus 10proz. in 40proz. nicht. — Pantanelli (l. c. pag. 329) führte in Nährlösungen von ca. 3,6 isosmot. Einheiten Konzentrationssteigerungen bis zu 10 „is." aus. (Unter 1 is. versteht P. in Anlehnung an Pfeffer den osm. Wert einer $\frac{n}{10}KNO_3$-Lösung.) Verdünnung der Aufsenlösung durfte ohne starke Schädigung der Pilze gewöhnlich nicht um mehr als 5 is. stattfinden.

2) Wenn man die Konsistenz einer 60proz. Zuckerlösung und des 80proz. sog. Zuckersirups kennt, so kann man die Konzentration der Nährtropfen annähernd nach deren Beweglichkeit auf schief gehaltenem Deckgläschen abschätzen.

Konzentration eingetrockneten Pilzen. Mit Aspergillus gelang dieses Experiment nicht, wohl aber mit Penicillium und Botrytis. Von beiden waren Keimfäden, welche ursprünglich auf 10proz. Zuckerlösung gewachsen waren, nach $2^1/_2$monatiger Austrocknung an der Luft noch lebendig geblieben, von Botrytis auch solche von 5proz. Lösung. Dafs diesbezügliche Versuche mit Lösungen noch niedrigerer Konzentration scheiterten, ebenso die Versuche mit Aspergillus, lag sicher nur an der Methodik und Schwierigkeit, die Zuckertropfen nicht zu schnell, aber auch nicht zu langsam konzentrierter zu machen. Denn es sind auch von den Versuchen an Botrytis und Penicillium mit 10proz. Zuckerlösung viele mifslungen. Es hängt also bei dieser Methode davon ab, es gerade so zu treffen, dafs die erste Konzentrationssteigerung des Tropfens bis zu 30—50 % richtig, d. h. ohne Nachteil der Pilze realisiert wird. Ohne Zweifel aber steht es fest, dafs die Pilze aus verdünnten Lösungen durch Akkomodation an höher konzentrierte Zuckerlösungen ebenso austrocknungsfähig werden, wie die direkt auf konzentrierter Lösung gewachsenen.

3. Austrocknung von Mucor stolonifer.

Da bisher nur Pilze mit septiertem Mycel berücksichtigt worden sind, war es wünschenswert, das Verhalten von Pilzen mit unseptiertem Mycel gegen Austrocknung kennen zu lernen und zwar wurde als Vertreter dieser Gattung Mucor stolonifer gewählt. In konzentrierter Zuckerlösung gewachsen zeigte Mucor zahlreiche, sehr grofse Vakuolen und verhältnismäfsig wenig Cytoplasma in den Hyphen. Nach dem Eintrocknen waren seine Hyphen bandartig breitgedrückt, wellig zusammengezogen und an den Seiten umgeknickt. Das Plasma war stellenweise gar nicht abgehoben, zum grofsen Teil aber vollständig geschrumpft und in Teilstücke zerfallen. Sofort nach dem Befeuchten nahmen die Hyphen unter Streckung ihr ursprüngliches Volumen wieder an, aber der Zerfall des Plasmas zeigte, dafs sie tot waren. Auf 30-, 40- und 50proz. Rohrzuckerlösung ausgekeimter Mucor stolonifer ging schon nach 24stündiger Austrocknung zugrunde, obwohl die Wiederbefeuchtung möglichst günstig geleitet wurde. Hiernach könnte man annehmen, dafs einzellige Pilzmycelien nicht austrocknungsfähig seien. Da sich aber nach den früheren Versuchen z. B. angekeimte Sporen von Aspergillus sehr wohl austrocknen lassen, wenn sie noch ungegliedert sind, so kann bei Mucor der Mangel an Resistenzfähigkeit nicht in der Einzelligkeit zu suchen sein. Vielmehr wird es eine spezifische Eigenschaft gewisser Pilze sein, sich mit

Zuckerlösung austrocknen zu lassen, welche Eigenschaft speziell dem Mucor stolonifer abgeht. Schon die Art und Weise der Schrumpfung weicht von derjenigen der vorigen Pilze ganz ab, woraus sich schliefsen läfst, dafs Mucor nicht so wie Penicillium, Aspergillus und Botrytis, befähigt ist, der eintrocknenden Zuckermasse genügenden Widerstand entgegenzusetzen. Übrigens sind die Versuche mit diesem einzigen Vertreter von Pilzen, welche ein unseptiertes Mycel haben, nicht beweisend genug, um in dieser Frage ein abschliefsendes Urteil zuzulassen. Entwickelte sich doch nach Wehmer (l. c. pag. 478) eine Mycelflocke von Mucor hiemalis, welche während $2^1/_2$ Jahre in einer Zuckerlösung von $^1/_2$ Liter eingetrocknet war, in neuer Nährlösung weiter. Hier lagen die äufseren Bedingungen allerdings etwas anders. Das submerse Mycel wird in der reichlichen Nährlösung nur sehr langsam, vielleicht gar nicht einmal perfekt eingetrocknet gewesen sein, so dafs sie bei einer gewissen Konzentration zwar zum Wachstum unfähig geworden, wohl aber zur Bildung gemmenartiger Dauerzellen angeregt worden ist, wie sie bei Mucorineen auf konzentrierten Lösungen leicht entstehen[1]) und die gegen Austrocknung die gleiche Resistenz haben mögen, wie die Sporen und Conidien.

4. Verhalten in isotonischen Lösungen von

a) Glyzerin.

Fragen wir uns nun, wodurch die Austrocknungsfähigkeit der ersteren Pilze auf konzentrierter Zuckerlösung zu erklären ist, so liegt der Gedanke nahe, der Anhäufung osmotisch wirksamer Stoffe, wie sie nach Eschenhagens Untersuchungen[2]) in den Zellen der auf hochkonzentrierten Nährlösungen gewachsenen Pilze statt hat, eine Rolle zuzuweisen. Welcher Art diese osmotisch wirkenden Stoffe sind, ist zwar noch nicht bekannt. Jedenfalls findet ihre Produktion statt als notwendige Folge der mit dem Wachstum Hand in Hand gehenden Turgorregulation; und nach vergleichenden Versuchen mit isosmotischen Glyzerin- und Salznährlösungen sind diese Stoffe wahrscheinlich immer gleicher oder ähnlicher chemischer Zusammensetzung und zwar sind sie durch Mayenburg[3]) als „intermediäre Oxydationsprodukte von Kohlehydraten, sog. Penton- und Hexon-

1) Vgl. Klebs, l. c. pag. 513.

2) Vgl. ferner Stange, „Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen.“ Bot. Ztg. 1892 p. 375, und Pantanelli, l. c.

3) „Lösungskonzentration und Turgorregulation bei den Schimmelpilzen.“ Jahrb. f. w. Bot. 1901, Bd. 36 pag. 381.

säuren" wahrscheinlich gemacht worden. Sollten also diese osmotisch stark wirkenden Stoffe bei der Austrocknung eine wichtige Rolle spielen, so müfsten sich solche Pilze, die auf isotonischen Glyzerin- und Salznährlösungen ausgekeimt sind, gegen Wasserentziehung voraussichtlich ebenfalls resistent erweisen. Um diese Frage zu entscheiden, wurden daher Aspergillussporen zunächst auf Nährlösungen obiger Zusammensetzung zur Keimung gebracht, welche statt 30—50 % Zucker, 10, 20, 30 und 40 % Glyzerin[1]) enthielten, Konzentrationen, die ungefähr gleichen resp. noch höheren osmotischen Wert besitzen als die benützten Rohrzuckerlösungen[2]). Nach 24stündiger Eintrocknung war von Plasmolyse in den Keimfäden nichts zu bemerken. Die Zellen erschienen vollständig turgescent, wuchsen aber nach langsamer sowohl wie schneller Wasserzufuhr nicht weiter. Sie behielten ziemlich lange ein normales Aussehen, liefsen sich aber mit konzentrierter KNO_3-Lösung nicht plasmolysieren, waren also tot. Erst nach mehreren Tagen begann das Plasma körnig zu zerfallen und von den Zellmembranen mehr oder weniger zurückzutreten. Sämtliche Versuchsreihen mit Glyzerin ergaben das gleiche negative Resultat. Das mufste umsomehr in Erstaunen versetzen, als das Glyzerin, als sonst guter Pilznährboden, vor dem Zucker den Vorzug hat, beim Eintrocknen nicht fest zu werden. Die Vermutung, dafs etwa verunreinigtes Glyzerin vorgelegen haben könnte[3]), welches den Pilzen geschadet hätte, bestätigte sich nicht. Das Glyzerin erwies sich nach einer Prüfung als sehr rein. Zudem ergaben Versuche mit Glyzerin „Merck" und solchem, welchem noch 1 ‰ Rohrzucker zugesetzt worden war, die nämlichen Resultate. Daraus folgt, dafs Glyzerin offenbar eine gewisse Schädigung bewirkt hat.

b) KNO_3.

Wie ist nun des weiteren die Wirkung isosmotischer Kaliumnitratlösungen? KNO_3 hat ziemlich genau einen fünfmal so grofsen osmotischen Wert wie Rohrzucker[4]). Deshalb wurden zu den nächsten Versuchen Nährlösungen — wieder nach obigem Rezept — hergestellt, welche aufser $MgSO_4$, KH_2PO_4 und H_2O 5 resp. 7 und 10 %

---

1) Nach Eschenhagen liegt die Wachstumsgrenze für Aspergillus in Glyzerin bei 43 %.

2) Siehe Pfeffer, Physiol. II. Aufl. Bd. I pag. 128.

3) Benützt wurde ein fast wasserfreies Präparat von höchstens 2 % H_2O-Gehalt.

4) Siehe Pfeffer, Physiol. II. Aufl. Bd. I, 128.

KNO_3 enthielten und nur eine Spur (1 ‰) Rohrzucker, um durch die Gegenwart dieser günstigsten Kohlenstoffquelle ein schnelleres Wachstum zu erzielen. Aspergilluskeimfäden, welche auf solchen Nährtropfen gewachsen waren, waren nach 24stündiger Austrocknung von einer Kristallmasse umgeben, in welcher die Zellen ohne Plasmolyse zwar um ca. $^1/_3$ ihres Querdurchmessers eingeengt, aber nicht verzerrt oder verschrumpft lagen. Sobald die eingetrockneten Mycelien wieder über eine feuchte Kammer gelegt wurden, zogen sie binnen wenigen Minuten so viel Wasser an, dafs sie ganz normales Aussehen annahmen, wuchsen aber nicht weiter, selbst nicht, wenn sie mit reiner 10—30proz. Rohrzuckerlösung befeuchtet wurden über einer Glaskammer, welche teils die ursprünglich benützte Salzkonzentration, teils 10–30proz. Zuckerlösung enthielt. Das Plasma begann bereits nach einem Tag körnig zu zerfallen. In sämtlichen Fällen waren bei dieser Art der Behandlung die Mycele zugrunde gegangen. Da das Plasma durch längere Einwirkung von KNO_3 bekanntlich stets affiziert wird, so liegt hier ohne Zweifel eine Abtötung der Zellen durch die hohe Konzentration des KNO_3 vor und zwar sind die Zellen sicher schon vor dem Wiederbefeuchten abgestorben gewesen.

Um die schädigende Wirkung des Kaliumnitrat abzuschwächen, wurden Versuche mit einer Nährlösung angestellt, welche gleiche Gewichtsmengen KNO_3 und Zucker enthielt, z. B. 5 % KNO_3 + 5 % Rohrzucker (= dem osmotischen Wert von 30 % Rohrzucker). Aber der Erfolg war derselbe negative. Auch hier starben sämtliche Mycele ab. Die hohe Konzentration des KNO_3 führte somit selbst bei Präsenz des günstigsten Nährstoffes entschieden zum Tode.

5. Einflufs gröfserer Mengen anorganischer Salze neben Zucker.

Vielleicht könnte allein schon die Gegenwart gröfserer Mengen anorganischer Salze bei der Eintrocknung schädlich influieren? Um dies zu entscheiden, wurden wieder 30proz. Rohrzuckerlösungen von ursprünglicher Zusammensetzung hergestellt, in denen die beiden anorganischen Salze $MgSO_4$ und KH_2PO_4 in ihrem Verhältnis 0,25:0,5 bis zu 1 resp. 5 und 10 % angehäuft waren und dann die Versuche in der bisherigen Weise angestellt. Nach 24 Stunden waren sämtliche Mycele von Aspergillus, die in den 5 und 10 % Salze enthaltenden Zuckerlösungen an der Luft eingetrocknet waren, tot, und von denjenigen der 1 % Salze enthaltenden Lösung nur noch ganz wenige, einzelne Zellen lebendig und zum Weiterwachstum fähig ge-

blieben. Mithin ist erwiesen, dafs schon allein die reichliche Anhäufung notwendiger anorganischer Salze bei dem Konzentrierterwerden des Nährmediums den gekeimten Sporen schadet. — Eingetrocknet hatten die Zellen das gleiche Aussehen wie die in der normalen Zuckerlösung eingetrockneten und obgleich die meisten nach dem Befeuchten sehr schnell schwellten und normal aussahen, waren alle, mit Ausnahme der wenigen, die in 1 % Salze enthaltenden Tropfen eingetrocknet waren, tot, wie der baldige Zerfall des Plasmas zeigte.

Es ist bekannt, dafs Kalisalpeter und gewisse andere Salze das Plasma direkt schädigen.[1]) Anscheinend trifft dies auch für Glyzerin, falls es stark eingedickt wird, zu, obwohl es doch in ziemlich hohen Konzentrationen (ca. 50 %) den Pilzen nicht schadet, wenn hier nicht noch andere Momente mitsprechen, die mit dem Flüssigbleiben oder Eindringen des Glyzerins zusammenhängen.[2]) Ob aber die osmotisch wirkenden Stoffe beim Eintrocknen der Pilze eine bedeutende Rolle spielen, mufste infolge der schädlichen Einwirkung obiger Stoffe unaufgeklärt bleiben.

6. Austrocknung in verdünnten und konzentrierten Lösungen von Traubenzucker.

Es wurde nun zu konstatieren gesucht, ob etwa aufser dem Rohrzucker noch andere Nährmedien, beispielsweise andere Zuckerarten, die Austrocknungsfähigkeit von Pilzen begünstigten. Gewählt wurde zu den weiteren Versuchen Traubenzucker und dieser nach unserer bekannten Formel in Lösungen zu 10, 20, 30 und 50 % verwendet. Wie zu erwarten stand, war der Erfolg derselbe wie beim Rohrzucker. In 10 und 20proz. Lösung liefsen sich Aspergillusmycelien ohne Absterben nicht eintrocknen, während sie in 30- und 50proz. resistent blieben. Hieraus ergibt sich übrigens, dafs allein das Vorhandensein genügender osmotischer Stoffe nicht allein entscheidend für die Resistenzfähigkeit der Pilze ist. Denn da Traubenzucker ziemlich den doppelten osmotischen Wert hat wie Rohrzucker,

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiol. II. Aufl. Bd. II pag. 336. — Pantanelli bringt die Schädigung des Plasmas (in chlorophyllhaltigen Zellen) durch anorgan. Salze, z. B. die einwertigen Salze der Alkalien (KNO_3, $NaNO_3$, KCl, NaCl etc.) — selbst in hypotonischer Lösung angewandt — in Zusammenhang mit der elektrolyt. Dissociation dieser Salze, indem ein Salz um so weniger schädlich einwirkt, je weniger es dissociiert ist. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39 pag. 225, „Die Abhängigkeit der Sauerstoffabscheidung belichteter Pflanzen von äufseren Bedingungen.)

2) Über das Eindringen des Glyzerins in das Pilzplasma siehe Mayenburg, l. c. pag. 417.

so müfsten sich z. B. Aspergilluskeimfäden bereits in 15 proz. Traubenzuckerlösung austrocknen lassen. Die Zahl der resistent gebliebenen Zellen war geringer als bei den Versuchen mit Rohrzucker und nach 14 Tagen war bereits keines der getrockneten Mycelien mehr ins Leben zurückzurufen. Schwefelsäuretrockenheit vertrugen diese Keimfäden überhaupt nicht, woraus man schliefsen könnte, dafs Traubenzucker für die Eintrocknung von Pilzen ungeeigneter sei als Rohrzucker, um so auffallender, als in einem Gemisch von ca. $^2/_3$ Rohr- und $^1/_3$ Traubenzucker ganz besonders günstige Resultate erzielt wurden. Doch wäre es möglich, dafs eine Spur von Verunreinigung, welche mit chemischen Mitteln nicht nachzuweisen ist, die nachteilige Wirkung auf den physiologisch überaus empfindlichen Protoplasten ausgeübt hat.[1]) — Im übrigen war die Art der Eintrocknung und Plasmaabhebung so wie im Rohrzucker.

Dafs die Pilze nur mit Rohr- und Traubenzuckerlösungen austrocknungsfähig waren, bleibt eine Tatsache, die wir nach den bisherigen Resultaten nicht endgiltig zu erklären vermögen. Ohne Nährmedium und selbst mit verdünnten Nährmedien eingetrocknet, sterben die Pilzfäden bereits innerhalb 24 Stunden ab. Das ist sicher. Aber wie kommt es, dafs sie sich blofs in konzentrierter Zuckerlösung eintrocknen lassen und hierin trotz eines weitgehenden Wasserverlustes fast ebenso lange lebendig bleiben, wie trockene Moos- und Samenkeimlinge an der Luft? Die schnelle Verdünnung des Mediums beim Wiederbefeuchten kann, obschon ungünstig, den Tod der in verdünnter Zuckerlösung eingetrockneten Individuen nicht ausschliefslich herbeigeführt haben, denn die auf hochkonzentrierter Lösung eingetrockneten haben mindestens die gleiche schnelle Wasserzufuhr und osmotische Druckänderung durchmachen müssen. Zwar schwellten die Pilzfäden der verdünnteren Lösungen dabei anfangs ebenso, wie die der konzentrierteren, doch ist die baldige Wiedereinnahme des ursprünglichen Volumens noch kein Symptom des Lebens, wie wir das von toten Mooszellen z. B. kennen. Der Tod der Pilzfäden, die mit verdünnter Zuckerlösung eingetrocknet waren, mufs demnach schon während des Eintrocknens erfolgt sein. Mithin ist es wahrscheinlich, dafs nur ein langsames Eintrocknen, also ein successiver Wasserverlust bei allmählicher Konzentrationssteigerung bewirkt hat, dafs die auf hohen Konzentrationen gewachsenen Pilze die Eintrock-

1) Z. B. konnte v. Mayenburg (l. c. pag. 388) von zwei Dextrosesorten nur eine für seine Versuche an Pilzen gebrauchen.

nung vertragen haben. Denn die Pilze niedrigerer Konzentration haben ohne Zweifel bei fast derselben Eintrocknungszeit einen gröfseren Konzentrationssprung durchgemacht, also einen gröfseren und schnelleren Wasserverlust erlitten als die Pilze höherer Konzentration. Ein Argument für diese Annahme bieten die Erfolge an den sich akkomodierenden Pilzen, zu deren Anpassung an höher konzentrierte Lösungen ein allmähliches Eintrocknen notwendig ist, um ihnen Zeit zur Regulation des Turgors und anderer Funktionen zu lassen. In dem Wirkungsunterschied verdünnter und konzentrierter Zuckerlösungen scheint also doch die Produktion genügender osmotischer Stoffe eine Rolle zu spielen. Ob aber nicht noch andere selbstregulatorische Veränderungen mitsprechen, mufs dahingestellt bleiben. Jedenfalls ist langsames Eintrocknen von günstigem Einflufs. [1])

Für die Austrocknungsfähigkeit der Pilze an sich ist indes der Einflufs osmotisch wirkender Substanzen, wie wir gesehen haben, fraglich. Schon die Konzentration sonst indifferenter anorganischer Salze darf beim Eintrocknen nicht zu hoch steigen. Somit sind die äufseren Bedingungen zur Austrocknungsfähigkeit sehr begrenzt und man könnte vermuten, es wäre die physikalische Eigenschaft des Einschlufsmediums, eine gewisse Viskosität, ausschlaggebend. Die uns für den ersten Moment zusagende Ansicht, dafs sich die Pilze in jeder schleimigen oder gallertigen Masse eintrocknen liefsen, wofern dieselbe nur ungiftig in hoher Konzentration ist und infolge ihrer Konsistenz das Wasser langsam verliert, bestätigte sich nicht. Denn diesbezügliche Versuche mit Nährgelatine (aus 1 proz. Fleischextraktlösung mit 1 % Pepton + 10 % Gelatine) schlugen fehl. Die Art der Eintrocknung in Gelatine war aber anders wie in Zucker. Das Plasma war allseits abgehoben und die Gelatine, ohne nachgedrungen zu sein, für sich eingetrocknet. Folglich ist die Eigenart des Verhaltens der Pilze in Zuckerlösung vielleicht nicht ohne Belang. Selbstverständlich ist auch in dieser Frage die erste Bedingung zur Resistenz gegen Austrocknung eine spezifische Fähigkeit des Plasmas, einen reaktionslosen Zustand anzunehmen, in welchem es gegen Wasserverlust gewappnet ist. Denn dafs nicht alle Pilze die gleiche Austrocknungsfähigkeit besitzen, dürfte aus unserer Abhandlung zur Genüge hervorgegangen sein.

---

1) Nach der Angabe von M. Ficker (l. c. pag. 24) gehen auf dem Deckgläschen schnell eingetrocknete Häufchen von Cholerabazillen eher zugrunde als langsam eingetrocknete.

Mit obigen Versuchen kann die Frage nach der Ursache der Austrocknungsfähigkeit vegetativer Pilzzellen in konzentrierter Zuckerlösung natürlich nicht als völlig entschieden gelten und mufs leider offen gelassen werden. Sicherlich werden sich aber noch andere für die Eintrocknung von Pilzfäden günstige Nährsubstrate[1]) finden und somit manche interessante und für die Praxis vielleicht wichtige Tatsachen über diesen Gegenstand zutage fördern lassen. Ferner wird es auch noch andere Pilzgattungen geben, welche sich in keimendem Zustande in konzentrierter Zuckerlösung oder anderen passenden Medien austrocknen lassen, ohne zugrunde zu gehen. Gibt es doch bereits bei Zopf[2]) eine Angabe, nach der sich die gallertartigen Mycelhyphen höherer Pilze, wie Fumago salicina, Gladosporium herbarum und Hormodendron cladosporioides gegen Austrocknung „ziemlich widerstandsfähig" erweisen, und wie schon pag. 259 erwähnt, hat Gatin-Gruzewska konstatiert, dafs ganze Gewebestücke von Pilzen verschiedener Polyporus-Arten wochenlang austrocknungsfähig sind, wenn auch als Kriterium für ihre Lebendigkeit nur die Atmungs-, nicht auch die Wachstumsfähigkeit benutzt worden ist. Von nicht minder grofsem praktischen Wert und Interesse erscheint es zu konstatieren, wie weit sich die Resistenz vegetativer (sporenloser) Bakterien in eintrocknenden, indifferenten Medien erhöhen läfst, worüber bisher nur unzureichende Angaben vorliegen. Ohne Zweifel wird die Lebensdauer solcher Bakterien, die ohne Nährsubstrat das Austrocknen eine Zeitlang aushalten, durch Eintrocknung mit einem Nährsubstrat bedeutend verlängert.[3])

E. Ursachen und Nutzen der Resistenz.

Ziehen wir die Schlufsfolgerungen aus allen bisherigen Versuchen bezüglich der Ursache der Resistenz, so ist es keine Frage, dafs die Resistenz der Pflanzen gegen Austrocknung unabhängig sein kann von der Anhäufung plastischer Nährstoffe. Das häufige Zusammenfallen der Reservestoffspeicherung mit der Austrocknungsfähigkeit ist für die Pflanze zwar sehr vorteilhaft, aber nicht unbedingt notwendig;

---

1) Beispielsweise ist nach Wehmer (l. c. pag. 476) Würzelösung nicht ohne Vorteil für gewisse darin eintrocknende ungekeimte Sporen.

2) Schenk, Hndbch. d. Bot. Bd. 4 pag. 487.

3) Z. B. halten sich Tuberkelbazillen im Sputum eingetrocknet länger als 2—3 Monate lebendig, und vertrocknete diphterische Membranen geben noch nach 3—5monatiger Lufttrockenheit Kulturen: A. Fischer, l. c. pag. 110. Vgl. ferner M. Ficker, Über Lebensdauer und Absterben pathogen. Bakterien, l. c. pag. 13.

das beweisen unsere Resultate an unreifen Samen, reservestoffarmen Plumularzellen, besonders an Moosprotonema- und an Pilzfäden, welche letztere nur geringe Mengen plastischer Stoffe enthalten. Einige Momente, wie die Form der Zellen, die Dicke und Elastizität der Zellwände etc., mögen einen gewissen Einflufs haben, doch davon ist nichts näheres bekannt. Die Hauptbedingung zur Resistenz gegen Austrocknung hängt entschieden von einer spezifischen Eigenschaft des Plasmas ab, welche ihrerseits speziell den Keimlingen solcher Pflanzen in erhöhtem Mafse zukommen dürfte, die infolge ihrer Lebensweise an trockenen Stationen oder Standorten mit zeitweiliger starker Trockenheit an einen grofsen Wasserverlust im ungefestigten jugendlichen Stadium angepafst sind. Der Umstand aber, dafs diese Eigenschaft, wenigstens bei den meisten Phanerogamen, mit fortschreitendem Übergang aus dem Dauer- in den Vegetativzustand abnimmt, sowie das Verhalten einiger unreifer Samen spricht dafür, dafs der austrocknungsfähige Zustand des Plasmas variabel ist und je nach der Zweckmäfsigkeit durch Verschiebung der Konstellationen im Plasma, die zu erkennen wir natürlich noch nicht imstande sind, erreicht oder aufgehoben werden kann. Die eigentliche kausale Erforschung der Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen bleibt uns daher nach wie vor verschlossen.

Klar zutage tritt uns dagegen der Nutzen, den die Keimpflanzen durch ihre Resistenz gegen Austrocknung gewinnen. Wenn speziell die grünen Pflanzen zu einer Zeit, wo sie eben erst anfangen sich zu entwickeln und zu festigen, eine stärkere und längere Austrocknung erfahren können als im ausgebildeten Vegetationszustand, so ist das von hoher ökologischer Bedeutung, und je mehr diese Resistenzfähigkeit bei ihnen ausgebildet ist, desto gröfser ist der Vorteil für die betreffende Spezies im Kampf ums Dasein, namentlich an Stationen, wo Trockenperioden oft und lang eintreten. Vertragen doch eine ganze Anzahl von Spezies eine Austrocknung, die selbst dann nicht immer zum Tode führt, wenn sie künstlich viel weiter und langdauernder getrieben ist als sie in der Natur vorkommt, da die resistent gebliebenen Zellen kraft ihrer grofsen Reproduktionsfähigkeit bis zu einem gewissen Grade abgestorbene Teile ersetzen können. — Die Resistenz der Pilze ist für sie selber natürlich auch von Vorteil zur Erhaltung des Lebens, unseren wirtschaftlichen Interessen jedoch meist schädlich, denn da, wo uns die Pilze als zu bekämpfende Feinde begegnen, gelingt ihre Vernichtung um so schwieriger, je resistenter sie sind. Die in der Praxis vielfach angewandte einfache Methode, die Unter-

drückung von Schimmelpilzbildung in feuchten Räumen etc. durch Luftzug zu realisieren, wodurch eine Austrocknung erreicht werden kann, ist also nicht immer unbedingt wirksam.

Trotz der grofsen Austrocknungsfähigkeit vieler Pflanzen darf man indes nicht vergessen, dafs bei den Samen- und Mooskeimlingen sowohl wie bei den jungen Pilzfäden die Schädigung eines Teiles unausbleiblich ist, ja der Zahl nach die Resistenz derselben oft überragt; doch ist die verschwenderische Erzeugung von Keimen unter den pflanzlichen Organismen und die starke reproduktive Ersatztätigkeit beschädigter Keimlinge dazu angetan, die Lücken, welche durch schädigende äufsere Einflüsse, wie die Austrocknung, unter den sich eben entwickelnden Pflänzchen geschaffen werden, spielend wieder auszufüllen.

F. Schlufsbemerkungen.

Mit der Austrocknung ist eine Unterbrechung des Wachstums und fast völlige Sistierung des Lebens verknüpft. Je mehr Wasser den Zellen entzogen wird, desto geringer ist ihre physiologische Tätigkeit, die Energie, mit welcher ihr Atmungs- mithin Stoffwechselprozefs verläuft. Führen wir aber den getrockneten, lebendig gebliebenen Zellen wieder Wasser zu, so erneuern sie mit verstärkter Energie ihren Lebensprozefs, der sich sofort durch lebhafte Atmung kennzeichnet, wie Detmer[1]) an getrockneten Phanerogamenkeimlingen und neuerdings Gatin-Gruzewska (l. c.) an Polyporeen nachgewiesen hat. Der Gedanke an eine künstliche Unterbrechung der Kontinuität der Lebensvorgänge überhaupt liegt dabei sehr nahe, und in der Tat ist mehrfach die künstliche Wasserentziehung aus Samen ausgeführt worden, um einen wahren Scheintod herbeizuführen, ebenso wie man sich auf zoologischem Gebiet bemüht hat, die Existenz desselben auch für Tiere nachzuweisen.[2]) Z. B. hat Kochs (1890 l. c. pag. 685) die Wasserentziehung an Samen mit Hilfe von P_2O_5 im luftleeren Raum derartig weit getrieben, dafs nach längerer Zeit selbst durch Spektralanalyse kein N und C mehr in den die Samen enthaltenden Röhren nachzuweisen war, also kein Atmungsprozefs stattgehabt haben konnte, und doch sind die Samen keimfähig ge-

---

1) „Über die Einwirkung verschiedener Gase auf Pflanzenzellen." Landw. Jahrb. 1882 Bd. 11 pag. 230.

2) Vgl. Kochs, Biolog. Centralb. 1890 Bd. X pag. 673 und Biolog. Centralb. 1892 Bd. XII pag. 330 ff.

blieben. Ob aber dadurch ein wirklicher Scheintod, d. h. ein absoluter Ruhezustand im Leben des Samens, herbeigeführt worden ist, bleibt dennoch ungewifs. Denn da alle Samen allmählich ihre Keimfähigkeit verlieren, so mufs man annehmen, dafs sich in ihnen doch ein Stoffwechsel vollzieht, der nur so minimal ist, dafs wir ihn mit den uns zur Verfügung stehenden Mitteln nicht nachzuweisen vemögen.[1]) Gelänge es, die Austrocknung des Protoplasten ohne Tötung so zu leiten, dafs jede Spur von Stoffwechsel aufhörte, so wäre das Problem der künstlichen unbegrenzten Verlängerung der Lebensfähigkeit gelöst. Natürlich sind wir von der Verwirklichung dieses Problems weit entfernt, denn ein absoluter Ruhezustand der Lebensvorgänge ohne Absterben ist bisher weder an Tieren noch an Pflanzen realisiert worden. Mit der Zeit sterben eben alle Zellen, embryonale sowohl wie somatische, ab, sobald die Störung ihres Vitalismus soweit geschritten ist, dafs die Wiederherstellung seiner „funktionellen Harmonie“ unmöglich ist.[2]) Immerhin ist es beachtenswert, dafs wir an substanzarmen, zarten Protonemafäden der Moose und sogar an Zellen, welche aller plastischen Stoffe bar sind, wie die Mycelfäden der Pilze, durch blofse Wasserentziehung eine monatelange Sistierung des Wachstums und aller Lebensäufserungen erreichen können.

Sind durch unsere Untersuchungen auch gerade keine frappanten Resultate gezeitigt worden, so läfst sich doch daraus erkennen, dafs man durch Verfolgung extremer Einwirkungen auf den pflanzlichen Organismus der Kausalität des vitalen Getriebes der Zelle successive näher kommen kann und dafs, wie Pfeffer (l. c. II, 164) sagt, „das genaue und richtig geleitete Studium der Reaktionen auf äufsere Einflüsse ein ungemein wichtiges und unentbehrliches Hilfsmittel für die Erforschung der inneren Faktoren der Zelle ist“.

G. Zusammenfassung.

Die wichtigsten Ergebnisse unserer Untersuchungen lassen sich kurz folgendermafsen zusammenfassen:

1. Mit zunehmendem Keimstadium und fortschreitender Entleerung der Reservestoffbehälter nimmt die Resistenz der Samen gegen Austrocknung ab.

---

1) Siehe Detmer, Landw. Jahrb. Bd. 11 pag. 229, und Pfeffer, Physiol. II. Aufl. Bd. II pag. 282.

2) Confer. Pfeffer, Physiol. II. Aufl. II, 286.

2. Die Dauer und der Grad der Austrocknung sind auf die Resistenz der Pflanzen entschieden von Einflufs, denn die Lebensfähigkeit der Keimlinge nimmt nach Monaten ab und die Steigerung der Wasserentziehung durch Schwefelsäuretrockenheit beschleunigt das Absterben.

3. Die Wurzeln resp. Wurzeln + Hypokotyl der Keimlinge sterben durch völlige Trockenheit stets ab, soweit sie hervorgewachsen sind. Die Reservestoffbehälter sind resistenter als die Plumulae und an letzteren die Vegetationspunkte und Achselknospen resistenter als die Knospenblätter.

4. Die nach der Austrocknung noch lebendigen Teile sind zu derselben Reproduktionstätigkeit fähig wie frische, abgetrennte Teile von Keimlingen.

5. Trotz mangelhafter Reservestoffspeicherung und starker Schrumpfung sind unreife Samen ebenso austrocknungsfähig wie gekeimte.

6. Die Keimlinge der Xerophyten sind meist resistenter als die der Hydrophyten.

7. Die Gegenwart der Samen- resp. Fruchtschale bietet den getrocknet gewesenen Keimlingen unter erneuten Vegetationsbedingungen nicht nur keinen Schutz mehr gegen äufsere Einflüsse, sondern wird ihnen geradezu nachteilig.

8. Schnelle Wasserzufuhr zu getrockneten Keimlingen ist vorteilhafter als langsame.

9. Zwischen der Resistenz grofser und kleiner Keimlinge gleicher Spezies besteht kein Unterschied.

10. Wasserfreie chemische Agentien, wie Alkohol, Benzin etc. wirken auf gekeimte, exsiccatortrockene Samen schädlicher als auf ungekeimte exsiccatortrockene.

11. Durch Glyzerin werden gekeimte, trockene sowohl wie eben gequollene und ungekeimte Samen um so mehr geschädigt, je verdünnter und je länger es einwirkt. Schwefelsäuretrockene Keimlinge werden durch konzentriertes Glyzerin weniger affiziert als lufttrockene; frische werden darin schnell getötet.

12. Die gekeimten Sporen von Laubmoosen sind sowohl gegen Luft-, als auch gegen Schwefelsäuretrockenheit ganz aufserordentlich resistent und ihre einzelnen lebendig gebliebenen Zellen reproduktionsfähig; gekeimte Sporen von Lebermoosen und Farnen sind dagegen ebenso wenig austrocknungsfähig wie ihre entwickelten Pflanzen.

13 a. Während die gekeimten Sporen gewisser Schimmelpilze das Austrocknen normalerweise nicht vertragen — obwohl die unge-

keimten sehr resistent sind — lassen sie sich mit konzentrierter Rohr- und Traubenzuckerlösung monatelang austrocknen, mit verdünnter Zuckerlösung nur nach allmählicher Akkomodation an höher konzentrierte.

13b. Mit Nährgelatine, Glyzerin, Kaliumnitrat- und Zuckerlösung, die relativ viel anorganische Salze enthält, sind sie dagegen nicht austrocknungsfähig.

14. Die Ursache der Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen hängt in erster Linie von einer spezifischen Eigenschaft des Plasmas ab.

Zum Schlufs dieser Abhandlung gestatte ich mir, Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Pfeffer für seine schätzenswerte Anleitung und liebenswürdige Unterstützung auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Stickstoffentziehung und Blütenbildung.

Von **Oscar Loew.**

Hierzu 1 Textfigur.

Die in einem früheren Artikel[1]) angeführten Tatsachen und Beobachtungen, welche den Einflufs der Zuckerkonzentration auf die Blütenbildung sehr wahrscheinlich machen, wurden kürzlich von Hugo Fischer[2]) in dankenswerter Weise noch erheblich vermehrt. In folgenden Zeilen will ich einen kürzlich beobachteten Fall beschreiben, in welchem Stickstoffentziehung die Blütenbildung anregte.[3])

Erbsen- und Buchweizenkeimlinge wurden anfangs in voller Nährlösung gelassen und dann in stickstofffreie Lösungen versetzt, während die Kontrollpflanzen in die gleichen Mineralsalzlösungen mit einem Zusatz von Ammoniumsulfat kamen. Da Nitrate aus leicht ersichtlichem Grunde fortgelassen werden mufsten und Kalk in der Form von Gips jedenfalls schwerer aufnehmbar ist als in der Form von Nitrat, so war vorauszusehen, dafs eine Nährlösung, in welcher die drei Basen Kalk, Magnesia und Kali als Sulfate vorhanden waren, sich als sehr ungünstig erweisen würde, was auch ein Versuch be-

1) Flora 1905 pag. 124.
2) Ibid. pag. 478.
3) Siehe Flora 1905 pag. 128.

stätigte. In diesem war für die Kontrollpflanzen auch das Ammoniak als Sulfat dargeboten worden. Aber auch die folgende Lösung, bei welcher das Kali als Carbonat angewandt wurde, welches sich natürlich mit dem vorhandenen Calcium- und Magnesiumsulfat in Sulfat umsetzte und diese beiden letzteren Salze in Carbonate verwandelte (das Monokaliumphosphat wurde zuletzt zugesetzt), erwies sich für die Buchweizenpflänzchen noch recht ungünstig, das Wachstum ging auch bei den Kontrollpflanzen sehr langsam vor sich, die Blätter wurden fleischig, blieben klein und rollten sich ein. Immerhin liefs sich nach einigen Wochen ein bemerkenswerter Unterschied konstatieren.

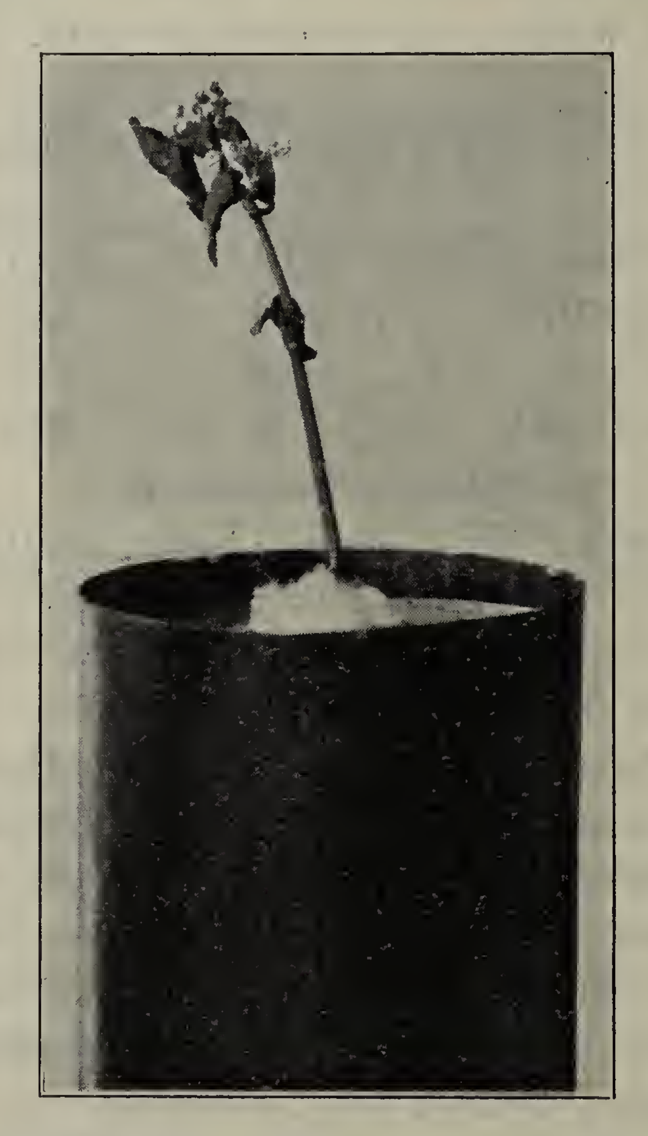
Die Lösung hatte folgende Zusammensetzung:

	N-frei	Kontroll
$CaSO_4$ . . .	0,01 %	0,01 %
$MgSO_4$ . . .	0,01	0,01
K_2CO_3 . . .	0,02	0,02
$K_1H_2PO_4$ . .	0,02	0,02
Feriphosphat in Suspension		
NaCl	0,01 %	0,01 %
$(NH_4)_2SO_4$ . .	0,00	0,02

Den 25—30 cm hohen Erbsenpflanzen wurden beim Einsetzen in diese Lösungen die Kotyledonen weggeschnitten. Nach vier Wochen waren die Kontrollpflanzen 50—55 cm hoch, die Hauptpflanzen 40—46; letztere hatten sich auf Kosten der unteren Blätter weiterentwickelt. So viele neue Blätter oben erschienen, so viele waren unten abgestorben. Die Erbse scheint in ausgesprochenem Grade das Vermögen zu besitzen, ältere Blätter zum Absterben zu bringen, wenn es beim Wachstum an Stickstoff mangelt. Eine Blütenbildung kam wahrscheinlich aus diesem Grunde nicht zustande.

Die Buchweizenpflänzchen kamen bei einer Höhe von 13—15 cm am 13. April in jene Lösungen. Am 1. Mai ergab sich ein bedeutender Unterschied in der Gröfse der Kotyledonen. Bei den drei Kontrollpflanzen betrug die Breite im Mittel 2,4 cm, die Länge 3,8, während sie bei den drei Hauptpflanzen bzw. 1,8 und 3,3 cm betrug. Bei der Hauptpflanze Nr. 1 war nun einer der Kotyledonen gelb geworden, er fiel zwei Tage darauf ab, nach vorherigem Vertrocknen. Diese Pflanze hatte eine Blütenknospe entwickelt und war noch um 1,5 cm gewachsen. Die Hauptpflanzen Nr. 2 und Nr. 3 waren stationär geblieben und ein Dickerwerden des Stengels liefs sich konstatieren. Bei Nr. 2 entwickelten sich bald darauf zwei minimale Blättchen von

0,2 cm Länge. Nach weiteren acht Tagen zeigte Nr. 1 fünf weitere kleine Blütenknospen und Nr. 3 hatte nun zwei Knospen; Nr. 1 hatte der zweite der Kotyledonen verloren und ein Laubblatt war gelb geworden; bei Nr. 3 waren beide Kotyledonen gelb geworden; Nr. 2 zeigte keine Spur von Knospe. Am 30. Mai hatte Nr. 1 volle 18 Blütenknospen, teilweise von minimaler Gröfse, aber mit einer einzigen Ausnahme nicht geöffnet. Der ganze Sprofs war nun 16 cm hoch und hatte ein krankhaftes Aussehen, wie die auf beigefügter Abbildung reproduzierte Photographie erkennen läfst.



Reichliche Bildung von Blütenknospen nach Stickstoffentziehung.

Die Hauptpflanze Nr. 3 hatte nun fünf ungeöffneten Knospen, Nr. 2 war ohne jede Knospe geblieben.

Von den drei Kontrollpflanzen hatte keine eine Knospe gebildet.

Es ist somit sehr wahrscheinlich, dafs Entziehung von Stickstoff die Blütenbildung anregen kann, doch ergeben sich individuelle Verschiedenheiten beim Buchweizen. Bei der Erbse sterben bei mangelnder Stickstoffzufuhr die unteren Blätter so rasch ab, dafs dem Stickstoffmangel im Safte abgeholfen wird und oben neue Blätter erscheinen können.

Über die Vorläuferspitzen der Monokotylen.

Von **Georg Gentner.**

Hierzu Tafel IX und 32 Textfiguren.

Bei einer grofsen Anzahl von Monokotylen und Dikotylen ist die in der Entwicklung dem Blatte voraneilende Blattspitze in besonderer Weise ausgebildet und stellt ein eigenes Organ dar, welches zuerst von Crüger[1]) und später von Raciborski[2]) und Goebel[3]) in begrenzterer und präziserer Fassung als „Vorläuferspitze" bezeichnet wurde.

Raciborski versteht unter „Vorläuferspitze" „die charakteristische Spitze des Blattes, die als besonderes Organ frühzeitig ausgebildet wird, deren Funktion in die Zeit des langsamen Blattentfaltens fällt, die nach dem Blattentfalten manchmal verschrumpft und vertrocknet und die eine bei den Lianen ungemein verbreitete morphologische Erscheinung ist." ... „Während die eigentliche Lamina erst viel später in die Breite und Länge wachsen wird, zurzeit aber noch in einem fast meristematischen Stadium verbleibt, ohne Differenzierung in verschiedene Gewebearten, ohne sekundäre und kleinere Nerven, ohne Spaltöffnungen und Intercellularräume, finden wir doch an denselben kleinen und jungen Blättern schon in unmittelbarer Nähe der Vegetationsspitze ganz ausgebildete und funktionierende Blatteile mit vollendeter Gewebedifferenzierung assimilierend, atmend und Sekrete aufsammelnd."

Einen weiteren Beitrag zu dieser Frage lieferte Goebel. Goebel wies in einer Arbeit „Über die Bedeutung der Vorläuferspitze bei einigen Monokotylen"[4]) nach, dafs für Monokotylen, welche nicht klettern und eine oft mächtig entwickelte Vorläuferspitze haben, wie z. B. Doryanthes Palmeri, es sich um Gebilde handelt, welche dem Knospenabschlufs dienen und die man als Abschlufskörper bezeichnen kann. Im allgemeinen sieht er „die Bedeutung der Vorläuferspitze in dem Schutz des Sprofsvegetationspunktes; da, wo die Vorläuferspitzen chlorophyllhaltig sind, können sie auch zunächst die

---

1) Hermann Crüger, „Westindische Fragmente: Die Vorläufer". Botan. Zeitg. XIV.

2) M. Raciborski, Über die Vorläuferspitze. Flora 1900.

3) Goebel, Organographie der Pflanzen pag. 505.

4) Flora 1901.

Vorgänge der Assimilation, ferner Atmung und Transpiration usw. in Bewegung setzen, bis die Blattfläche sie in gesteigertem Maſse übernimmt.“

Der Zweck der vorliegenden Arbeit war nun auf Grund anatomischer, entwicklungsgeschichtlicher und physiologischer Untersuchungen die Vorläuferspitzen der Monokotylen und ihre Bedeutung für die Pflanze festzustellen.

Die Arbeit wurde im pflanzenphysiologischen Institut in München auf Veranlassung und unter Leitung des Herrn Professors Dr. Goebel ausgeführt. Ich spreche Herrn Professor Dr. Goebel, meinem hochverehrten Lehrer, für seine mir in liebenswürdigster Weise zuteil gewordene Unterstützung meinen Dank aus.

Bei der Untersuchung der Vorläuferspitzen der Monokotylen zeigte sich ein ziemlich verschiedener Bau, so daſs zur besseren Übersicht eine genaue Einhaltung der systematischen Einteilung bei der Behandlung der Formen nicht tunlich erschien. Wir gehen daher von den als Lianen ausgebildeten Monokotylen aus, im Anschluſs an die Untersuchungen von Raciborski.

Dioscoreen.

Bei allen untersuchten Arten der Gattung Dioscorea habe ich Vorläuferspitzen beobachten können. Im allgemeinen zeigte es sich, daſs diejenigen Arten, welche aus feuchten, tropischen Wäldern stammen und durch rasches Wachstum ausgezeichnet sind, kräftiger ausgebildete Vorläuferspitzen besitzen als die übrigen. Doch fehlen sie selbst bei der xerophytisch lebenden Testudinaria Elephantipes nicht vollständig. — Die entwickelten, ausgewachsenen Vorläuferspitzen stellen bei den meisten Dioscoreen 5mm bis 2cm lange Organe dar, welche der Lamina aufgesetzt erscheinen. Oft sind sie von dieser nur wenig unterschieden, z. B. bei Dioscorea sinuata, wo sie nur die frühzeitig ausgebildete Blattspitze darstellen. Meist aber sind sie durch ihren geringeren Chlorophyllgehalt, durch ihre die Lamina mehrfach übertreffende Dicke deutlich vom übrigen Blatte abgegrenzt. Am ausgewachsenen Blatte hängen sie häufig ähnlich einer Träufelspitze zu Boden und sind dann entweder flach ausgebreitet, z. B. bei Dioscorea eburnea, oder mehr oder weniger rinnig an den Rändern emporgebogen, z. B. bei Dioscorea alata und Dioscorea trifida.

Über die Entwicklung der Vorläuferspitzen der Dioscoreen hat bereits Raciborski für Dioscorea bulbifera und Helmia triphylla

eingehende Messungen und Wägungen gemacht. Die Vorläuferspitzen gliedern sich schon bei den kleinsten den Vegetationspunkt umhüllenden Blattanlagen deutlich ab und eilen dem jungen Blatt in der Entwicklung voraus. Verfolgt man die einzelnen Stadien der Entwicklung, so zeigt sich z. B. bei Dioscorea alata, dafs die Vorläuferspitze bereits bei einer Länge von 1 mm 12—15 fertig entwickelte funktionsfähige Spaltöffnungen besitzt. Mit dem Auftreten der Spaltöffnungen werden auch Raphidenbündel von Calciumoxalat und zwar gewöhnlich in ihrer Nachbarschaft abgelagert. Schon auf der Innenseite der ersten Blattanlagen treten einzelne jener für die Dioscoreen charakteristischen und von Uline[1]) u. a. beschriebenen Drüsenhaare auf, welche dort oft bedeutend gröfser sind als das ganze zu ihnen gehörige Blatt. Sie bedecken später die ganze Vorläuferspitze, namentlich die Oberseite, sowie die noch in Teilung begriffenen Gewebe des jungen Blattes. Gewöhnlich sind sie mehrreihig einer Stielzelle aufsitzend und zeigen sehr viel Plasmainhalt. Doch kann man alle Übergänge von diesen vielreihigen Drüsenhaaren zu einreihigen finden.

Sie stellen ähnlich den von Hanstein beschriebenen Colleteren schleimabsondernde Organe dar. Der Schleim tritt durch Platzen der Cuticula ins Freie und hüllt die ganze Knospe vollständig ein.

Der anatomische Bau der Vorläuferspitzen ist bei der Mehrzahl der Dioscoreen der gleiche. Auf die wenig verdickten Epidermiszellen folgt ein gleichmäfsiges Gewebe von isodiametrischen Zellen, die ohne grofse Intercellulargänge aneinander schliefsen. In diesem Gewebe allseitig eingebettet, verlaufen die Gefäfsbündelstränge. Der Siebteil ist nur wenig entwickelt. Die Endigungen der Gefäfse sind vielfach dadurch ausgezeichnet, dafs sie Tracheiden ansetzen von ähnlicher Form, wie sie von Heinricher und Haberlandt als Speichertracheiden bezeichnet wurden. Sie sind vor allem bei Dioscorea japonica, D. sinensis, D. sinuata, D. brasiliensis, D. metallica ausgebildet, während sie bei D. alata, D. bicolor, D. sativa, D. oppositifolia, D. eburnea, D. macroura, D. Batatas, Tamus communis sehr zurücktreten oder ganz fehlen. Vergleicht man die Vorläuferspitzen dieser beiden Gruppen, so zeigt sich, dafs bei den mit kräftig ausgebildeten Speichertracheiden ausgestatteten Vorläuferspitzen die Ausbildung und Gröfse der Vorläuferspitze geringer ist als bei den anderen, so dafs Beziehungen zwischen Gröfse und Entwicklung der Vorläuferspitzen einerseits und Ausbildung der Speichertracheiden an-

1) Uline, Englers Jahrb. Bd. XXV.

dererseits zu bestehen scheinen. Die Endigungen der Gefäfse oder Speichertracheiden stehen mit den Spaltöffnungen durch Intercellularen deutlich in Verbindung. Die Spaltöffnungen sind schon in sehr frühem Zustande des Blattes deutlich entwickelt und sitzen an der Unterseite der Vorläuferspitze namentlich gegen die Spitze zu. Sie sind gewöhnlich etwas über die Epidermis emporgewölbt und besitzen gut funktionierende Schliefszellen. Wasserspalten konnte ich nirgends beobachten. Eine Differenzierung in Pallisaden- und Schwammparenchym, wie sie im Blatt vorhanden ist, fehlt der Vorläuferspitze. Chlorophyll und Stärke ist zwar in den Vorläuferspitzen vorhanden, doch gewöhnlich nur in geringerem Mafse. Bei Dioscorea eburnea ist der Chlorophyllgehalt so gering, dafs die Vorläuferspitzen bleichgelb erscheinen. Schleim und Raphiden von Calciumoxalat besitzen zwar die Zellen des ganzen Blattes, doch in ganz besonderem Mafse die Vorläuferspitze. Ebenso findet man in den Vorläuferspitzen verschiedener Dioscoreen schon in sehr jungen Stadien Gerbstoff abgelagert. Legt man z. B. Querschnitte von Dioscorea alata in Eisenchloridlösung, so färbt sich der Inhalt der Epidermis und der darunter liegenden, nächsten Zellreihen schwarz, während die darauffolgenden, je weiter sie nach innen liegen, eine immer schwächer werdende Reaktion zeigen. Namentlich sind auch die Zellen, welche die Atemhöhle der Spaltöffnungen umgeben, gerbstoffreich. Schliefslich wären noch die für die Dioscoreen charakteristischen „extranuptialen Nektarien“ zu erwähnen, welche von Delpino[1]) zuerst beobachtet und von Correns[2]) entwicklungsgeschichtlich studiert wurden. Sie treten am ganzen Blatt, hauptsächlich aber an der Vorläuferspitze auf. Eine sichere Deutung über ihre Bedeutung ist noch nicht gegeben. Delpino hält diese Nektarien für Anlockungsmittel für Ameisen, doch konnte weder von Correns noch von mir an ihnen eine Zuckerausscheidung beobachtet werden.

Hat das Blatt eine gewisse Gröfse erreicht, so hört die Weiterentwicklung und das Wachstum der Vorläuferspitzen gewöhnlich auf. Am ausgewachsenen Blatte sind sie mit Sekreten erfüllt, bei manchen Arten vertrocknet und teilweise abgefallen. Ihre Funktion hat aufgehört, sobald die Lamina des Blattes selbst in volle Tätigkeit ge-

---

1) Piante myrmecofile Estratto della Serie IV, Tom. VIII della Mem. d. Reale Academia delle Scienze dell'instituto di Bologna 1888.

2) Zur Anatomie u. Entwicklungsg. der extranuptial. Nektarien von Dioscorea. Sitzungsberichte der kais. Akad d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Klasse Bd. XCVII, Abt. I, 1888.

treten ist. Bei einigen Arten aber bleibt die Vorläuferspitze bis zum Absterben des ganzen Blattes erhalten. Es treten dabei noch spätere Wachstumsvorgänge ein, so bei der Vorläuferspitze von Dioscorea macroura und Dioscorea eburnea. Bei Dioscorea eburnea, wo die Vorläuferspitze beträchtlich dicker als das Blatt ist, treten später in den Zellen unterhalb der Epidermis auf der Oberseite des Blattes Teilungswände parallel zur Oberfläche auf, so dafs durch Streckung der neugebildeten Zellen ein Dickenwachstum stattfindet. (S. Taf. IX.)

Am weitesten ist die Weiterentwicklung der Vorläuferspitze bei Dioscorea macroura gediehen, über deren Bau und Funktion ich bereits früher eine vorläufige Mitteilung gemacht habe.[1]) In den ersten

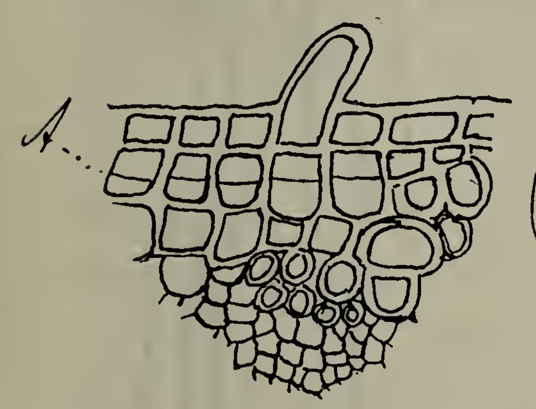


Fig. 1. Dioscorea eburnea. Querschnitt durch den oberen Teil der Vorläuferspitze. *A* später auftretende Teilungswände. Die dadurch entstandenen neuen Zellen ermöglichen ein Dickenwachstum der Vorläuferspitze. 260fach vergr.



Fig. 2. Dioscorea macroura. Querschnitt durch die Vorläuferspitze. 47fach vergr. Der schraffierte Teil stellt die durch die Einrollung der Ränder entstandenen mit schleimausscheidenden Haaren erfüllten Binnenräume dar.

Stadien ihrer Entwicklung schliefst sie sich eng an die Vorläuferspitzen der übrigen Dioscoreen an. Sie bildet sich schon in den ersten Entwicklungsstadien des Blattes am Vegetationspunkte aus und stellt ähnlich, wie wir es bei Dioscorea alata und D. trifida gesehen haben, durch Emporbiegen ihrer Ränder eine Art Rinne dar, welche mit Schleimhaaren erfüllt ist und den Vegetationspunkt umhüllt. Zugleich treten bereits bei einer Länge von ungefähr 1 mm eine Anzahl vollständig entwickelter, etwas über die Epidermis emporragender Spaltöffnungen mit geöffneter Spalte auf. Bei der Ausbildung der

1) G. Gentner, Über den Bau und die Funktionen der Vorläuferspitze von Dioscorea macroura. Berichte der Deutsch. botanischen Gesellschaft 1904, Bd. XXII, Heft 2.

Lamina wächst sie jedoch weiter und vermag an grofsen Blättern schliefslich eine Länge von 7 cm zu erreichen. Durch starkes Flächenwachstum auf der Unterseite rollen sich zugleich die beiden heraufgebogenen Ränder noch mehr nach innen. Die drei Hauptnerven des Blattes, welche in die Vorläuferspitze verlaufen, bilden zugleich auf ihrer Oberseite ein ziemlich lockeres Gewebe aus, an das sich die Ränder der Vorläuferspitze anlegen. Je nachdem sich nur der Hauptnerv oder auch die beiden Seitennerven beteiligen, entstehen so zwei oder vier Binnenräume, die nach aufsen hin ab-

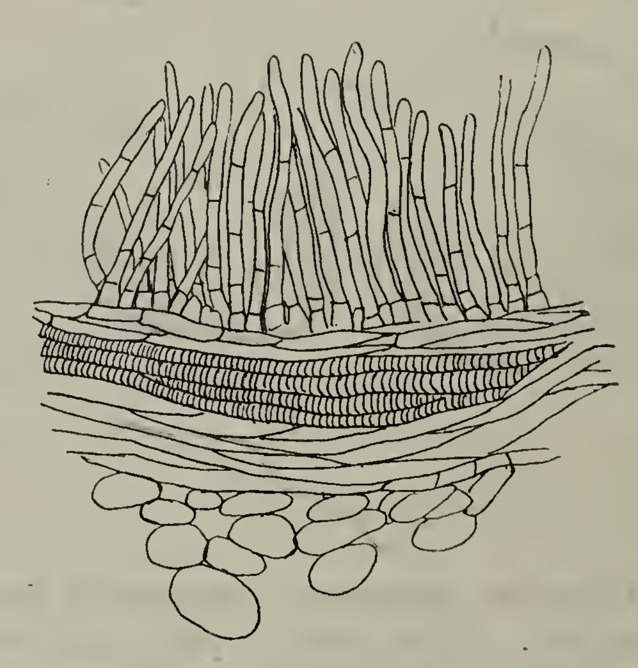


Fig. 3. Dioscorea macroura. Querschnitt durch die Vorläuferspitze. Partie der die Binnenräume der Vorläuferspitze erfüllenden Haare mit daranstofsendem Gewebe. 130fach vergr.

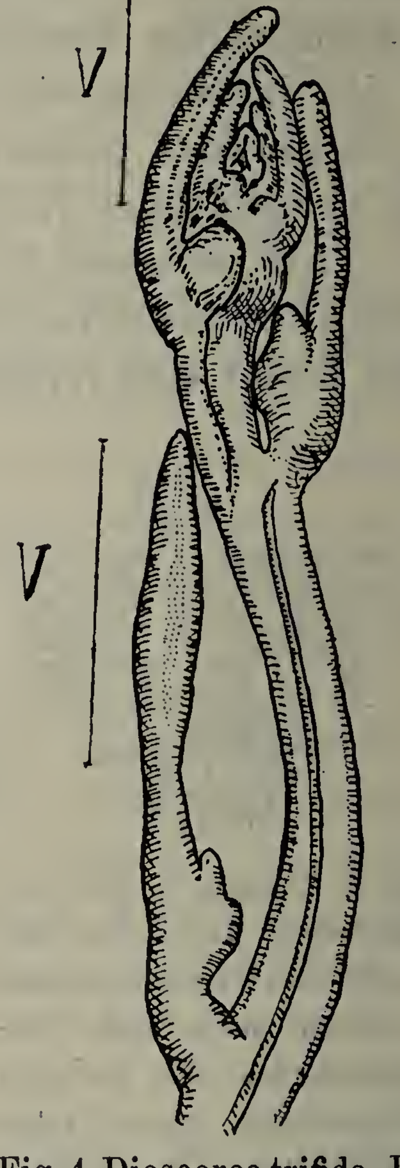


Fig. 4. Dioscorea trifida. Die Vorläuferspitzen legen sich schützend um die junge Knospe. 4fach vergr.

geschlossen sind. Zugleich tritt eine Gewebewucherung an den die Höhlen nach oben abschliefsenden Teilen ein. Dadurch erscheinen sie tief ins Innere der Vorläuferspitze eingesenkt. Nur sehr schmale, mit Schleim erfüllte Rinnen trennen die aneinander gelagerten Gewebe und führen in vielen Windungen ins Innere. Die Binnenräume sind dicht mit langen, oft ineinander geschlungenen Haaren erfüllt. Sie sind einreihig und ihre Zellen langgestreckt. Ihre Basalzelle ist stark kutinisiert. Diese Haare liegen in einer ausgeschiedenen körnigen Schleimmasse eingebettet.

Den Dioscoreen fehlen für die junge Knospe und den Vegetationspunkt eigene Schutzorgane, wie Niederblätter, Nebenblätter, Blattscheiden. Die jungen Triebe der Dioscoreen treten, wie Raci-

borski es für diese und andere Lianen schildert, als lange Schöfslinge über die besonnte Oberfläche des Blätterdaches des tropischen Urwaldes und suchen unter fortwährenden Nutationen nach einer Stütze, an welcher sie sich weiter emporwinden können. Dabei ist die Spitze des Sprosses in erster Linie der starken Besonnung und damit der Gefahr der Vertrocknung ausgesetzt. Dies zu verhüten, übernimmt die Vorläuferspitze die Funktion des Knospenschutzes. Wie aus der Abbildung (Fig. 4) zu ersehen ist, legen sich die schon fertig entwickelten Vorläuferspitzen von allen Seiten dicht um die junge Knospe. Zugleich treten an ihnen auf der gegen die Knospe gerichteten Oberseite die erwähnten Schleimdrüsen auf, welche die junge Knospe in eine Schleimhülle einbetten. Der Schleim dient als die Transpiration regulierende Substanz, indem er in der trockenen Luft mit der Zunahme der Concentration die Abgabe des Wassers verlangsamt. Schliefslich bedeckt er die junge Knospe mit einer dünnen festen Kruste, welche sowohl die stomatäre wie die cuticulare Transpiration in nicht geringem Mafse zu verzögern vermag.

Das Vorkommen von Calciumoxalat in Form von Raphiden kann mit Stahl und Uline wohl als Schutzmittel gegen Schneckenfrafs angesehen werden. Der Hauptgrund wird aber doch wohl in der Ausscheidung der für die Pflanze unbrauchbaren Oxalsäure aus dem Stoffwechsel liegen, wozu sich die früh absterbenden oder funktionslos werdenden Vorläuferspitzen am besten eignen. Darauf deutet schon hin, dafs sie erst auftreten, wenn die ersten Spaltöffnungen in Tätigkeit getreten sind, also eine lebhaftere Stoffwanderung stattgefunden hat.

Raciborski hat die Bedeutung der Vorläuferspitze der nutierenden Schöfslinge der Lianen vor allem darin gesehen, dafs die Vorläuferspitzen durch ihre Kleinheit das Gewicht beim Aufsuchen einer Stütze nur in sehr geringem Mafse erhöhen. Durch vollkommene Ausbildung der Vorläuferspitzen zur Atmung, Transpiration, Assimilation und Sekretspeicherung in einem Stadium, in welchem das übrige Blatt noch unentwickelt ist, setzen sie diese Schöfslinge instand, die ihnen für ihr rasches Wachstum so notwendigen Lebensfunktionen in vollkommen hinreichendem Mafse zu verrichten.

Während die Bedeutung der Assimilation bei dem geringen Chlorophyllgehalt der Vorläuferspitzen der Mehrzahl der Dioscoreen in den Hintergrund tritt, ist für Einleitung der Transpiration und Atmung in hinreichendem Mafse gesorgt, namentlich durch die Lage der Spaltöffnungen am oberen Ende der Vorläuferspitze, ihre Empor-

wölbung und ihre grofse Zahl. Trotzdem konnte ich an den Vorläuferspitzen Wasserausscheidung in Tropfenform im dampfgesättigten Raum niemals beobachten. Verschiedene Versuche zu verschiedenen Jahreszeiten mit Dioscorea macroura, D. eburnea, D. trifida, D. japonica, D. sativa ausgeführt, ergaben stets negatives Resultat. Andererseits gibt Uline an, dafs Volkens auf seinen afrikanischen Reisen eine Dioscorea-Art beobachtet habe „mit aufgesetzter langen Blattspitze“ von deren Enden morgens Wassertropfen herabfielen. Wohl hauptsächlich auf diese Beobachtung hin hat Uline die Vorläuferspitze von Dioscorea macroura als Wasserausscheidungsapparat angesehen, indem er schreibt: „Besondere Apparate zur Wasserausscheidung sind (bei den Dioscoreen) sehr selten. Ich habe solche nur an einer afrikanischen Art Dioscorea macroura Harms mit voller Gewifsheit feststellen können.“ Die Angabe Volkens' beweist aber durchaus nicht, dafs tatsächlich diese herabfallenden Wassertropfen von der Vorläuferspitze ausgeschieden wurden. Wie bereits erwähnt, sind viele Vorläuferspitzen der Dioscoreen, namentlich die von Dioscorea macroura, als Träufelspitze ausgebildet, über welche etwa während der Nacht durch Tau oder Regen auf das Blatt gelangtes Regenwasser abfliefsen mufs. Schon der einfache Versuch der Bespritzung eines solchen Blattes mit Wasser zeigt dieses langsame Herabtropfen von dem unteren Ende der Vorläuferspitze ganz deutlich. Durch die Rinnenbildung auf der Oberseite bleiben die letzten Wassertropfen noch lange Zeit nach der Benetzung hängen und vermögen so den Anschein von Guttation zu erwecken.

Gewöhnlich tritt bei ausgewachsenen Blättern die Transpiration der Vorläuferspitzen sehr zurück, und bei Dioscorea eburnea fand ich, dafs die Spaltöffnungen später mit einer gerbstoffhaltigen Masse verstopft werden.

Über die Gröfse der Transpiration der Vorläuferspitzen stellte ich in der Weise Versuche an, dafs ich Blätter von Dioscoreen teils mit intakten Vorläuferspitzen, teils mit solchen, an welchen ich die Vorläuferspitzen abgeschnitten hatte, der Austrocknung überliefs und von Zeit zu Zeit den eingetretenen Gewichtsverlust bestimmte. Die Schnittflächen wurden mit Paraffin sorgfältig verschlossen und zugleich dafür gesorgt, dafs für alle Blätter möglichst gleiche Bedingungen, wie gleiche Blattgröfse, gleichmäfsig geschützter Raum gegen Wärmeschwankungen und Bestrahlung durch die Sonne geschaffen wurden. Aus einer Anzahl von Wägungen, die zwar nicht in allen Fällen mit ihren Resultaten sich deckten, möchte ich folgende anführen:

Gewicht eines Blattes mit Vorläuferspitze	Gewichtsverlust durch Transpiration in Prozenten	Gewicht eines Blattes ohne Vorläuferspitze	Gewichtsverlust durch Transpiration in Prozenten
Dioscorea eburnea, jüngere Blätter.			
17. Aug. 10 Uhr 35 Min. 1,250 g		17. Aug. 10 Uhr 45 Min. 1,077 g	
18. „ 11 „ 20 „ 0,832 „	33,4 %	18. „ 10 „ 20 „ 0,679 „	46,2 %
19. „ 11 „ 30 „ 0,770 „	38,4 %	19. „ 11 „ 30 „ 0,485 „	54,9 %
20. „ 11 „ 20 „ 0,582 „	53,4 %	20. „ 11 „ 15 „ 0,395 „	63,3 %
Dioscorea eburnea, ältere Blätter.			
17. Aug. 10 Uhr 20 Min. 1,002 g		17. Aug. 10 Uhr 25 Min. 0,802 g	
18. „ 9 „ 50 „ 0,840 „	16,1 %	18. „ 9 „ 35 „ 0,642 „	19,9 %
19. „ 11 „ 8 „ 0,759 „	24,2 %	19. „ 11 „ — „ 0,512 „	36,1 %
20. „ 11 „ 5 „ 0,702 „	29,9 %	20. „ 11 „ 10 „ 0,455 „	43,2 %
Dioscorea Batatas, jüngere Blätter.			
17. Aug. 11 Uhr 35 Min. 0,334 g		17. Aug. 11 Uhr 45 Min. 0,322 g	
18. „ 10 „ 55 „ 0,301 „	9,8 %	18. „ 10 „ — „ 0,285 „	11,4 %
19. „ 11 „ 18 „ 0,275 „	17,6 %	19. „ 11 „ 20 „ 0,255 „	20,8 %
20. „ 11 „ — „ 0,255 „	23,6 %	20. „ 11 „ 3 „ 0,241 „	25,1 %
Dioscorea Batatas, ältere Blätter.			
17. Aug. 11 Uhr 20 Min. 0,925 g		17. Aug. 11 Uhr 25 Min. 0,931 g	
18. „ 10 „ 50 „ 0,841 „	9,08 %	18. „ 9 „ 50 „ 0,848 „	8,9 %
19. „ 11 „ 10 „ 0,779 „	15,7 %	19. „ 11 „ 15 „ 0,781 „	16,1 %
20. „ 10 „ 50 „ 0,731 „	20,9 %	20. „ 10 „ 55 „ 0,727 „	21,9 %
Dioscorea macroura, jüngere Blätter.			
24. Aug. 10 Uhr 50 Min. 0,598 g		24. Aug. 10 Uhr 55 Min. 0,402 g	
25. „ 11 „ 30 „ 0,440 „	26,42 %	25. „ 11 „ 35 „ 0,315 „	21,64 %
27. „ 11 „ 55 „ 0,285 „	52,34 %	27. „ 11 „ 50 „ 0,123 „	69,40 %
29. „ 11 „ 45 „ 0,145 „	75,75 %	29. „ 11 „ 50 „ 0,058 „	85,49 %
Dioscorea macroura, ältere Blätter.			
17. Aug. 11 Uhr 50 Min. 3,625 g		17. Aug. 10 Uhr 50 Min. 2,962 g	
18. „ 10 „ 15 „ 2,715 „	25,13 %	18. „ 10 „ 5 „ 2,110 „	28,76 %
19. „ 11 „ 37 „ 2,247 „	38,01 %	19. „ 11 „ 35 „ 1,775 „	31,00 %
20. „ 11 „ 20 „ 1,893 „	47,77 %	20. „ 11 „ 25 „ 1,507 „	49,12 %

Aus diesen Wägungen geht hervor, dafs die Blätter, an welchen die Vorläuferspitze intakt gelassen wurde, prozentisch keinen gröfseren Wasserverlust durch Transpiration aufzuweisen hatten, als solche, an welchen dieselbe fehlte. Vielmehr bestätigen sie meine schon früher für Dioscorea macroura ausgesprochene Ansicht, dafs die mit kräftigeren fleischigen Vorläuferspitzen ausgestatteten Dioscoreen an ihnen Wasserspeicherungsorgane besitzen. Infolge des hohen Schleimgehaltes in ihren Zellen halten sie, ähnlich wie es Goebel bei Leber-

moosen beschreibt, Wasser energisch zurück, schützen sich gegen Vertrocknung und regulieren die Wasserabgabe der in ihnen endigenden Gefäfse. Vielleicht hängt auch das Auftreten von Speichertracheiden bei den weniger entwickelten und verdickten Vorläuferspitzen mit der Funktion der Vorläuferspitzen als Wasserspeicherungsorgane zusammen. Der von Uline ausgesprochenen Ansicht, dafs die Vorläuferspitze von Dioscorea macroura, welche dem ausgewachsenen Blatte als „Träufelspitze" dient, auch herabrinnendes Wasser aufzunehmen vermag, schlofs auch ich mich an. Weitere Versuche bestätigen diese Annahme. Ich liefs zu diesem Zwecke die Vorläuferspitzen von Dioscorea macroura, D. eburnea, D. alata in eine Eosinlösung, sowie andere in eine Methylenblau- und Ferrocyankaliumlösung eintauchen. Schon nach kurzer Zeit konnte ich die beiden Farbstoffe, letzteren als Berlinerblau in den Gefäfsen nachweisen. Den Weg der eingetretenen Flüssigkeiten in das Innere nahm ich nicht mit voller Sicherheit wahr. Zwar färbt sich der Inhalt der keulenförmigen Schleimhaare, welche Uline als Hydathodentrichome betrachtet, deutlich, doch konnte ich ein Weiterwandern der Farbstoffe ins Innere nicht beobachten. Wahrscheinlich geschieht die Wasseraufnahme durch die Spaltöffnungen auf der Unterseite der Vorläuferspitze, da die in sie mündenden Gefäfsendigungen deutlich gefärbt erscheinen. Ob diese Wasseraufnahme von besonderer biologischer Bedeutung ist, möchte ich bei der doch immerhin geringen Wassermenge, welche hiebei in Betracht kommt, dahingestellt sein lassen.

Bei Beaumontia grandiflora schnitt Raciborski an vielen Wirteln eine Vorläuferspitze ab, während die gegenüberstehende freigelassen wurde. An den meisten, jedoch nicht an allen Exemplaren war eine Retardierung des Wachstums des Blattes mit beraubter Spitze zu bemerken. Bei Dioscorea macroura machte ich ähnliche Versuche. Ich entfernte an einem Sprofs die Vorläuferspitzen, während ein anderer gleichkräftig entwickelter unverletzt gelassen wurde. Nach einigen Wochen zeigte sich, dafs der Sprofs ohne Vorläuferspitzen bedeutend gegenüber dem andern zurückgeblieben war. Doch sind solche Versuche, wie auch Raciborski bemerkt, wegen des schädlichen Einflusses durch die Verwundung nicht einwandfrei.

Smilacoideen.

Die Vorläuferspitzen der Blätter von Smilax bona nox sind bedeutend kleiner als die der Dioscoreen, erreichen gewöhnlich eine Länge von 1—2 mm und sind besonders kräftig an den rasch in die Höhe

schiefsenden Trieben ausgebildet. Am ausgewachsenen Blatt erscheinen sie als kleine vom übrigen Blatt wenig differenzierte, oft abgestorbene Spitzchen, an jungen Blättern sind sie jedoch durch ihre lebhaft grüne Färbung deutlich zu erkennen. Die Entwicklung des Blattes geschieht in folgender Weise: An der ersten deutlich entwickelten Blattanlage läfst sich der später zur Scheide heranwachsende Blattgrund und das Oberblatt erkennen. Hierauf gliedern sich die Ranken seitlich aus dem später zur Blattscheide werdenden Teile als Höcker ab. Der obere Teil des Oberblattes wächst nun durch intercalares Wachstum als cylindrisches Organ zur Vorläuferspitze rasch heran, während an der Basis die eigentliche spätere

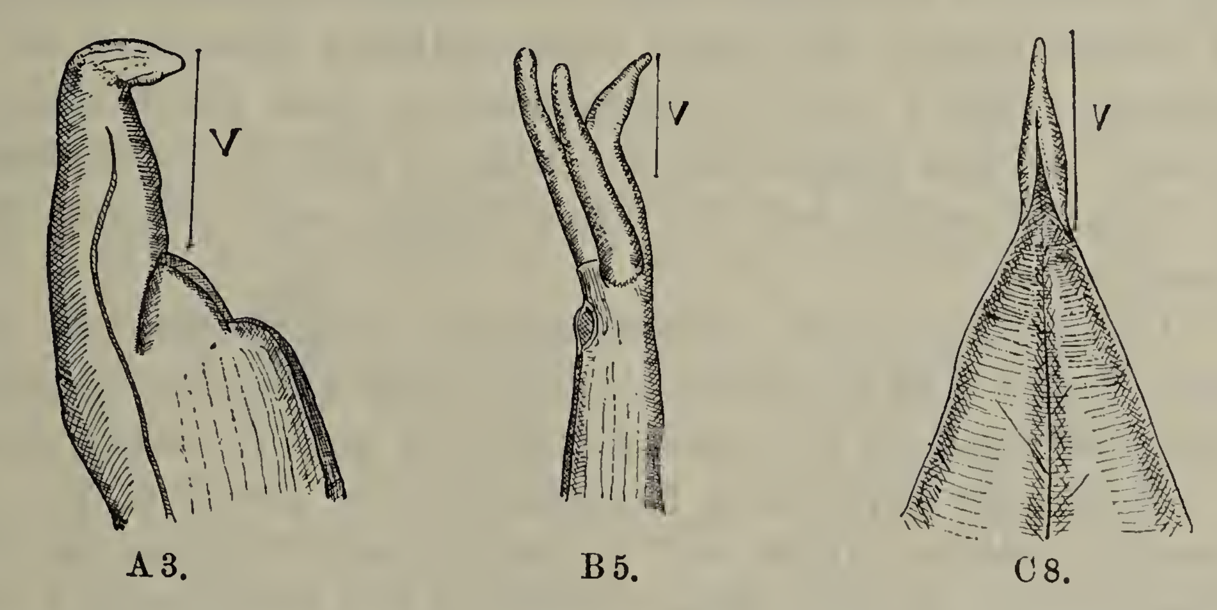


Fig. 5. Entwicklung der Vorläuferspitze von Smilax bona nox. *V* Vorläuferspitze.
A 3. Auf den Vegetationspunkt folgendes Blatt; das Ende der Vorläuferspitze ist etwas nach vorwärts gebogen. 47fach vergröfsert.
B 5. Auf den Vegetationspunkt folgendes Blatt; die Ranken beginnen heranzuwachsen. 14fach vergröfsert.
C 8. Auf den Vegetationspunkt folgendes Blatt. 5fach vergröfsert.

Lamina als flache Rinne angelegt wird. In diesem Stadium der Blattentwicklung treten bereits die ersten Spaltöffnungen an der Vorläuferspitze hervor, Calciumoxalat in Form von Raphiden tritt auf und die Gefäfsbündel werden ausgebildet. Nachdem die Vorläuferspitzen ihre volle Gröfse erreicht haben und ihr Gewebe mehr oder weniger in Dauerzustand übergegangen sind, beginnen die Ranken, die bis dahin als unentwickelte Höcker verblieben waren, heranzuwachsen, überholen sie bald und besitzen in dem Stadium, in welchem die Lamina kaum 1 mm lang ist, bereits eine Gröfse von 5—8 cm. Nun bildet sich langsam die Lamina und der Blattstiel durch intercalares Wachstum aus und übernimmt die Funktionen der Vorläuferspitze.

Das Gewebe der in Funktion getretenen Vorläuferspitze besteht in den äufseren Partien aus mehr isodiametralen Zellen mit ziemlich viel Chlorophyllgehalt. Die mehr gegen die Mitte zu um die Gefäfsbündel gelagerten sind langgestreckt und gröfser. Sklerenchymatische Elemente fehlen, der Siebteil ist gegenüber den Gefäfsen wenig entwickelt. An die Gefäfsendigungen setzen sich langgestreckte Tracheiden in grofser Anzahl, so dafs die Vorläuferspitze nach allen Seiten von ihnen durchzogen wird. Aufserdem sind nach aufsen hin eine Anzahl mit rotem Inhalt versehener Zellen vorhanden, welche später Gerbstoffschläuche darstellen, sowie Zellen mit Calciumoxalat in Raphidenform. Von den Tracheiden führen deutliche Intercellulargänge zu den in reichlicher Zahl vorhandenen Spaltöffnungen. Diese sind normal gebaut und durch unregelmäfsiges Wachstum der Vorläuferspitze ebenso wie die Epidermiszellen ohne gleichmäfsige Anordnung. An den ausgewachsenen Blättern sind die Vorläuferspitzen mit Gerbstoff erfüllt und die Spaltöffnungen mit braunen Massen verstopft.

Die Bedeutung der Vorläuferspitzen als Knospenschutz ist bei Smilax gering. Zwar wölben sie sich rings über den Vegetationspunkt, doch scheiden sie weder Schleim ab, noch vermögen sie durch ihre cylindrische Form einen besonders dichten Abschlufs der jungen Knospe zu erzielen. Dies wird jedoch von den Scheiden der älteren Blätter in hinreichendem Mafse erreicht. Die Hauptfunktion besteht hier in der Einleitung der Atmung und vor allem der Transpiration und der Ablagerung von Exkretstoffen. Doch steigert sich die Transpirationsgröfse der Vorläuferspitzen auch in wasserdampfreicher Atmosphäre nicht bis zur Guttation, was schon von vorneherein bei diesen xerophytischen Arten zu erwarten war. Die Aufgabe der Assimilation ist schon wegen der Kleinheit der assimilierenden Fläche im Vergleich zu der der chlorophyllreichen Sprofsachse und der Ranken nur von geringer Bedeutung.

Ähnlich gebaute Vorläuferspitzen wie bei Smilax bona nox fand ich bei S. hastata und S. excelsior. Einen von den meisten anderen Monokotylen abweichenden Bau besitzen die Vorläuferspitzen von Gloriosa superba. Goebel hat in der Organographie der Pflanzen (pag. 614) zuerst auf das Vorkommen von Vorläuferspitzen bei Gloriosa hingewiesen, indem er schreibt: „Bei Gloriosa und Littonia dient die verschmälerte Blattspitze der einfachen Blätter als Ranke. Sie wird schon früh angelegt, man könnte sie als eine umgebildete ‚Vorläuferspitze‘ bezeichnen, denn für die Vermutung, an die man denken

könnte, dafs die Blattspreite hier eigentlich zur Ranke umgebildet, der Blattgrund (der aber ganz allmählich in jene übergehen würde) ähnlich wie etwa bei Nepenthes spreitenartig ausgewachsen sei, lassen sich weder aus der Keimungsgeschichte noch sonst, soweit ich sehen kann, irgend triftige Gründe anführen."

Die junge Knospe von Gloriosa superba wird von der Lamina der älteren Blätter scheidenartig umhüllt. Die Blattspitze — die Vorläuferspitze — ist in jungen Knospenstadien lang, schmal, etwas in der Mitte verdickt und ragt durch die von den älteren umhüllenden Blättern gebildete Röhre nach aufsen. Dadurch steht sie bereits mit der Atmosphäre in Berührung, während die unteren Teile des Blattes noch für längere Zeit den Schutz der umhüllenden Blätter

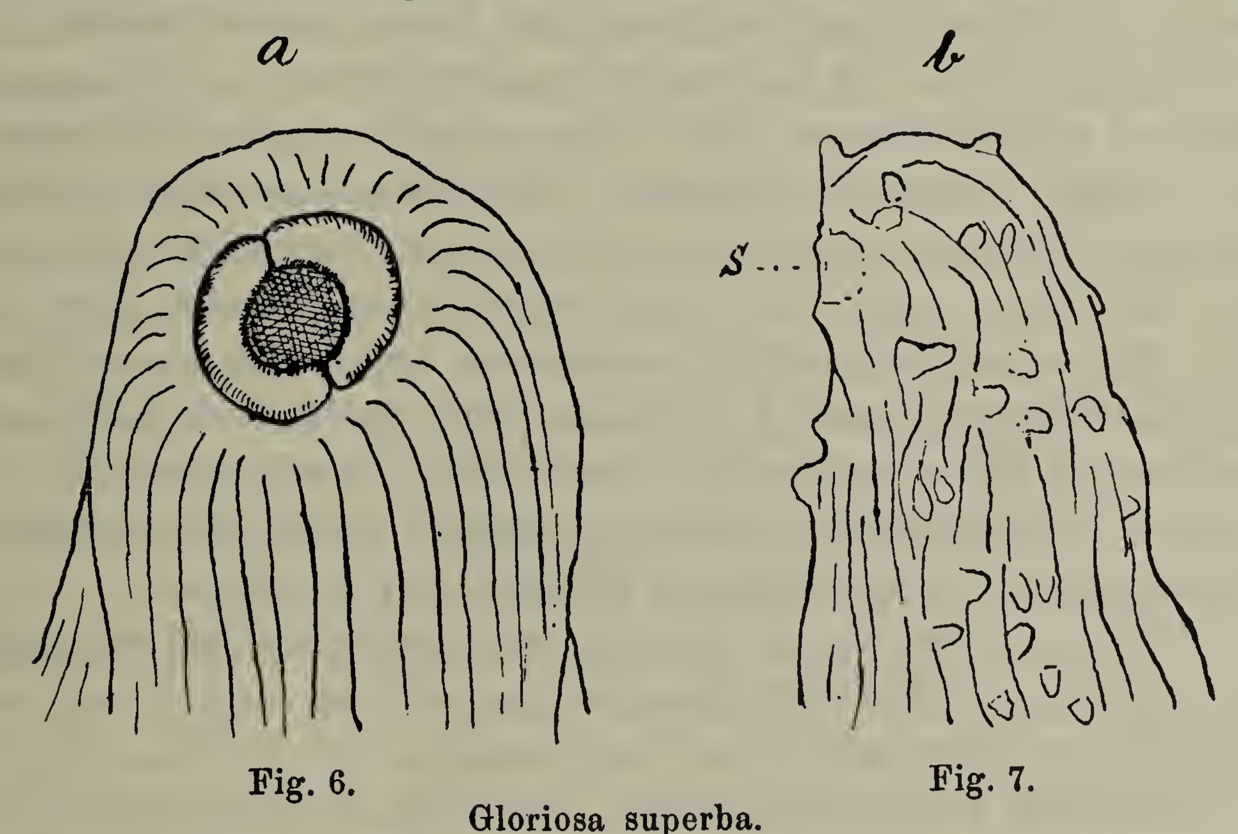


Fig. 6. Fig. 7.

Gloriosa superba.

a Die am oberen Ende der Vorläuferspitze befindliche Wasserspalte. 260fach vergr.
b Ende der Vorläuferspitze mit Schleimpapillen. *S* Wasserspalte. 47fach vergr.

besitzen. Schon am jüngsten Blatte ist sie deutlich zu erkennen und wächst rasch heran, während das Blatt selbst in meristematischem Zustande verbleibt. Einige Messungen mögen dieses Vorauseilen der Blattspitze in der Entwicklung zeigen:

1. Blatt:	Länge	der	Vorläuferspitze	= 1,2 mm,	der	Lamina		= 0,8 mm
2.	„	„	„	„	= 1,4	„	„	„	= 1,0 „
3.	„	„	„	„	= 2,7	„	„	„	= 2,2 „
4.	„	„	„	„	= 5,3	„	„	„	= 7,0 „
5.	„	„	„	„	= 5,8	„	„	„	= 8,5 „
6.	„	„	„	„	= 14,0	„	„	„	= 27,0 „
7.	„	„	„	„	= 25,0	„	„	„	= 35,0 „

usw. Beim fünften Blatt hat sich am Ende der Vorläuferspitze eine grofse Wasserspalte entwickelt. Zugleich treten an ihr eine Anzahl von Schleimpapillen auf, welche platzen und ihren Inhalt entleeren. In diesem Stadium hat die Vorläuferspitze die umhüllende Lamina des nächst älteren Blattes durchbrochen und steht mit der Atmosphäre durch ihre grofse Wasserspalte in Verbindung. Mit ihrem unteren Teile schliefst sie nach innen hin die Knospe ab und schützt sie noch aufserdem durch Schleimausscheidung vor dem durch die Wasserspalte ausgeschiedenen Wasser. Die Gefäfsbündel sind wenig entwickelt und nur einzelne Gefäfse reichen bis in die Nähe der Wasserspalte. Auch das übrige Gewebe der Vorläuferspitze ist noch in wachstumsfähigem Zustande. Hiemit ist die Funktion der Vorläuferspitze als Knospenschutz und zur Einleitung der Transpiration beendet. Nun wächst sie aber mit der Lamina gleichmäfsig weiter in die Länge und bildet am ausgewachsenen Blatte eine spiralig eingerollte Blattranke. Eine etwaige besonders angelegte Wachstumszone zwischen der zur Blattranke werdenden Vorläuferspitze und der eigentlichen Lamina ist nicht vorhanden, was sich durch aufgetragene Tuschmarken, sowie durch den anatomischen Bau nachweisen liefs. Das obere Endchen der Vorläuferspitze samt der Wasserspalte bleibt zwar auch am angewachsenen Blatte vorhanden, doch tritt es ähnlich wie wir es bei anderen Vorläuferspitzen gesehen haben, durch Verstopfung der Wasserspalte mit einer harzigen Masse aufser Funktion.

Wir haben bei Gloria superba einen ähnlichen Fall der späteren Umwandlung der Vorläuferspitze in ein anderes Organ, wie wir es bei Dioscorea macroura beobachten konnten.

Während bei den Dioscoreen das Blatt und die junge Knospe ähnliche Ausbildung wie die Mehrzahl der Dikotylen besitzt, ist eine grofse Anzahl von Monokotylenblättern durch eine in der Knospenlage gerollte Spreite ausgezeichnet. Hiedurch ist der Vegetationspunkt und die jüngsten Blattanlagen von dem unteren Teile der älteren Blätter dicht umhüllt und geschützt und ragt mit seiner Spitze in die Scheide des nächstälteren Blattes hinein. Diese junge Blattspitze ist oft in besonderer Weise als Vorläuferspitze charakterisiert und ausgebildet. In geringerem Mafse sehen wir diesen Fall schon bei der eben beschriebenen Gloriosa superba auftreten, in besonders starker Ausbildung finden wir sie aber bei der überwiegenden Anzahl der folgenden Arten, vor allem bei Doryanthes Palmeri. Goebel[1]) hat diese Vorläufer-

1) Goebel, Über die Bedeutung der Vorläuferspitzen bei einigen Monokotylen. Flora 1901 pag. 470.

spitzen bereits eingehend beschrieben. „Die Vorläuferspitzen sind hier sehr auffällig ausgebildet. Sie erreichen bei den von mir untersuchten jungen Pflanzen eine Länge von ca. $3^1/_2$ cm, bei älteren Pflanzen wohl mehr. Von der flachen Blattfläche unterscheiden sie sich durch Gestalt, Färbung und Konsistenz. Die Vorläuferspitze ist nicht flach, sondern bedeutend dicker als die Blattspreite, ihr Querschnitt wechselt von einem annähernd rundlichen zu einem stumpf dreikantigen. Sie setzt sich nach unten hin in die Mittelrippe, nach oben in die Ränder des Blattes fort; hier an der Basis ist die Vorläuferspitze sogar etwas ausgehöhlt. Die Farbe ist heller grün als die der Blattfläche, von deren Bau der der Vorläuferspitze abweicht."

Die Vorläuferspitze besteht aus einem ziemlich gleichmäfsig gebauten Grundgewebe. Seine Zellen sind länglichrund, in Schlauchenden ausgezogen und bilden ein sehr lockeres, durch grofse Intercellularen dem Schwammparenchym der Blätter ähnlich gebautes Gewebe. In dieses verlaufen die Gefäfsbündel aus den Blättern in dünnen, im Umkreis angeordneten, unverzweigten Strängen, welche sich weiter oben in der Vorläuferspitze vereinigen und dann rings vom Grundgewebe umgeben bis zur Spitze verlaufen. Eine Auszweigung gegen die Epidermis zu oder Ausbildung von Tracheiden findet nicht statt. Nur unter dem oberen Ende der Vorläuferspitze treten die zugespitzten Endigungen der Gefäfse strahlenförmig auseinander. Der Siebteil ist ebenso wie im Blatt in der Vorläuferspitze kräftig entwickelt. Dagegen fehlen die Sklerenchymfasern, durch welche das Blattgewebe besonders ausgezeichnet ist, ganz oder treten nur ganz vereinzelt im unteren Teile auf. Die Zellwände der Epidermis sind ebenso wie im Blatt ziemlich verdickt. Die in ihr eingesenkten Spaltöffnungen besitzen den gleichen Bau und die gleiche Gröfse wie die des Blattes. Doch sind auf gleichgrofsen Flächen auf der Vorläuferspitze nur halb soviel Spaltöffnungen vorhanden, wie auf dem Blatt. Der Inhalt der Zellen des Grundgewebes ist durch den vollständigen Mangel an Chlorophyll ausgezeichnet. Sie besitzen zum Teil Gerbstoff, namentlich die Zellen, welche die Atemhöhle der Spaltöffnungen umgeben. Schnitte, in Eisenchlorid gelegt, färben sich nach aufsen gegen die Epidermis zu schwarz, nach der Mitte zu bräunlich. Die grofse Mehrzahl der Zellen ist aber durch einen auch in den Zellen des Blattes vorkommenden Schleiminhalt charakterisiert. Dieser Schleim ist in Wasser leicht löslich und fällt in Alkohol als eigentümliche Körnchen, Fasern mit bäumchenartiger Verzweigung aus. Bei Zusatz von Corallinsoda zum alkoholischen Bade färbt er

sich (ebenso wie die Sklerenchymfasern) schön rot, schmilzt dann aber bald durch den Wassergehalt des Farbstoffes ab. Wir haben es hier mit einem Calloseschleim[1]) zu tun, der später in Wasser unlöslich und sehr gerbstoffreich wird. Zwischen den Zellen des Grundgewebes sind auch langgestreckte Zellen mit Raphiden und rundliche mit Drusen von Calciumoxalat jedoch nicht besonders häufig vorhanden. Stärke, Zucker oder Eiweifskörper konnten in nicht nennenswertem Mafse in den Vorläuferspitzen nachgewiesen werden.

Die Vorläuferspitze gliedert sich sehr bald an dem Primordialblatte aus, wächst rasch heran, während die Lamina am basalen Teile erst viel später zur Entwicklung gelangt. Das Wachstum findet regelmäfsig an dem basalen Teile des Blattes statt. Eine besondere Wachstumszone zwischen Vorläuferspitze und Blatt findet sich auch hier ebensowenig wie noch bei anderen daraufhin untersuchten Vorläuferspitzen nicht vor. Am oberen Ende der Vorläuferspitze treten zuerst einige Spaltöffnungen auf, welche die Einleitung der Atmung und Transpiration übernehmen. Diese sind etwas gröfser mit weiterer Öffnung und werden später durch gerbstoffhaltige Massen verstopft. An älteren Blättern stirbt die Vorläuferspitze von oben her durch Austrocknen allmählich ab. Wasserausscheidung in Tropfenform konnte an den Vorläuferspitzen nicht nachgewiesen werden. Ebensowenig gelang der Versuch, unter Druck Karminemulsion durch die Spaltöffnungen zu pressen oder Farbstofflösungen aufsaugen zu lassen. Bei Verletzungen gelang eine Injektion der mit Luft erfüllten Intercellularen sehr leicht und vollkommen. Dieses leichte Eindringen von Wasser in die verletzten Vorläuferspitzen mag der Grund des häufigen Faulens der jungen Spitzen sein. Zum Versuche über die Gröfse der Transpiration im Vergleich zum Blatte wurden Wägungen in ähnlicher Weise wie bei den Dioscoreen angestellt.

Gewicht eines Blattes mit Vorläuferspitze	Gewichtsverlust durch Transpiration in Prozenten	Gewicht eines Blattes ohne Vorläuferspitze	Gewichtsverlust durch Transpiration in Prozenten
	a) Älteres Blatt:		
17. März 11 Uhr 5 Min. 4,520 g		17. März 11 Uhr 10 Min. 3,650 g	
18. „ 9 „ 8 „ 4,415 „	2,31 %	18. „ 9 „ — „ 3,554 „	2,63 %
20. „ 10 „ 20 „ 4,255 „	5,86 %	20. „ 10 „ 10 „ 3,411 „	6,54 %
22. „ 9 „ 30 „ 4,054 „	10,30 %	22. „ 9 „ 39 „ 3,258 „	10,73 %

1) Mangin, Bull. de la soc. bot. de France, Bd. XLI 1894.

Gewicht eines Blattes mit Vorläuferspitze	Gewichtsverlust durch Transpiration in Prozenten	Gewicht der abgeschnittenen Vorläuferspitze	Gewichtsverlust durch Transpiration in Prozenten
b) Jüngeres Blatt:			
17. März 10 Uhr 30 Min. 1,240 g		17. März 10 Uhr 35 Min. 0,199 g	
18. „ 9 „ 20 „ 1,189 „	4,11 %	18. „ 9 „ 18 „ 0,186 „	6,53 %
20. „ 11 „ 15 „ 1,119 „	9,75 %	20. „ 11 „ — „ 0,174 „	12,56 %
22. „ 9 „ 25 „ 1,054 „	15,00 %	22. „ 9 „ 20 „ 0,157 „	21,10 %

Diese Wägungen zeigen, dafs die Stärke der Transpiration der Vorläuferspitze ziemlich die gleiche ist, wie die des Blattes und bestätigen ebenso wie die übrigen Untersuchungen die Ansicht Goebels, dafs die Vorläuferspitze von Doryanthes Palmeri als Verschlufskörper dem Knospenschutz zu dienen hat. Zugleich sorgt sie infolge ihrer stark ausgebildeten Intercellularräume für das Atmungsbedürfnis für die tieferen, wenig entwickelten Blatteile, wozu die frühe Ausbildung der Spaltöffnungen am oberen Ende von besonderem Nutzen ist.

Etwas anders verhielt sich die Entwicklung bei jungen, aus einem abgeschnittenen Stumpf hervorbrechenden Knospen. Hier besafs das erste als Niederblatt ausgebildete Blatt überhaupt keine Vorläuferspitze. Bei den nachfolgenden Blättern war sie nur als kapuzenartiger, oben konisch auslaufender Ansatz vorhanden, bis endlich bei späteren Blättern wiederum die normale Vorläuferspitze ausgebildet wurde. Diese noch verhältnismäfsig wenig entwickelten Vorläuferspitzen der ersten Blätter scheiden aus den schon früh angelegten Wasserspalten, die sich nur wenig von gewöhnlichen Spaltöffnungen unterscheiden, in feuchter Atmosphäre Wasser in grofsen Tropfen aus. Dieses abweichende Verhalten erklärt sich durch die Verschiedenheit der klimatischen Verhältnisse in jener Jahreszeit, in welcher die jungen Sprosse aus der Erde treten und die eine verstärkte Transpiration bedingen.

Eine ähnliche Form wie bei Doryanthes Palmeri besitzen die Vorläuferspitzen von Ornithogalum caudatum. Während die Lamina ausgebreitet erscheint, ist die Vorläuferspitze mehr oder weniger cylindrisch und kann eine Länge von 10 cm und mehr erreichen. Bei anderen Exemplaren tritt sie überhaupt nicht auf oder wird dadurch gebildet, dafs sich die Blattränder nach aufwärts zu einer Art Rollblatt zusammenbiegen. Bei jungen Pflanzen ist das ganze Blatt cylindrisch, also im weitesten Sinne Vorläuferspitze. Es stellt daher

ähnlich, wie es Goebel von Ottonia beschreibt (Organographie pag. 494) ein Zwischenglied zwischen den cylindrischen und flachspreitenförmigen Blättern dar. Dafs wir das cylindrische Ende des Blattes als Vorläuferspitze zu betrachten haben, zeigt seine der eigentlichen Lamina voraneilende Entwicklung und das frühzeitige Absterben von der Spitze her, ganz so, wie wir es bei Doryanthes Palmeri gesehen haben. Im Gegensatz zu letzterer besitzt die Vorläuferspitze von Ornithogalum caudatum unter der Epidermis ein Assimilationsgewebe mit reichlichem Chlorophyllinhalt. Das Innere der Vorläuferspitze besteht aus ziemlich gleichgebauten sehr zartwandigen Zellen, zwischen welchen in peripherischer Anordnung rings im Kreise die verhältnismäfsig wenig entwickelten Gefäfsbündel verlaufen. Diese haben an ihrem oberen Ende längliche Tracheiden angelagert. Das Innengewebe besitzt zwar deutliche, aber im Vergleich zu Doryanthes sehr enge Intercellularräume. Die Zellen sind dicht mit Pektoseschleim erfüllt, der aus Stärke hervorzugehen scheint. Spaltöffnungen sind ungefähr auf gleichen Flächen auf der Vorläuferspitze in gleicher Zahl wie an der Laminarunterseite; sie sind sehr klein und etwas in die Epidermis eingesenkt. Raphiden von Calciumoxalat kommen in besonders starkem Mafse vor.

Die biologische Bedeutung der Vorläuferspitze von Ornithogalum besteht ebenso wie bei Doryanthes in erster Linie darin, als Abschlufskörper dem Schutz der jungen Knospe zu dienen. Ferner hat es infolge seiner früheren Entwicklung die Aufgabe, die Atmung, Transpiration und Assimilation des jungen Blattes einzuleiten. Die starke, wasserspeichernde Schleimbildung, die cylindrische Form und der ganze Bau der Vorläuferspitze deutet auf xerophytische Anpassung hin. Schneidet man ein Blatt ab und überläfst es der Austrocknung, nachdem man seine Schnittfläche eingefettet hatte, so zeigt sich, dafs die Vorläuferspitze langsam von oben her abstirbt, indem sein Wassergehalt zum grofsen Teil von der Lamina aufgenommen wird. Erst wenn diese vertrocknet ist, tritt das Welken des Blattes ein. Es vermag daher in späterem Stadium dem Blatte auch als Wasserspeicherungsorgan dienen. — Ähnliche Verhältnisse fand ich bei Sanseviera ceylanica, doch ist hier die Vorläuferspitze weniger ausgebildet und charakterisiert. Auch Dracaena Draco läfst sich hier ausschliefsen. An jungen Pflanzen ist die Vorläuferspitze 1—2 cm lang, cylindrisch, nach oben etwas spitz zulaufend, ähnlich der von Doryanthes Palmeri. Doch fehlt ihr das lockere chlorophyllose Schwammgewebe von letzterer, sie ist derb gebaut und chlorophyllhaltig. Die Gefäfsbündel

verlaufen in mehreren Strängen in der Mitte der Vorläuferspitze und endigen gegen das obere Ende zu unter Anlagerung von Speichertracheiden. Sie werden von einem aus gleichmäfsigen, etwas in die Länge gestreckten Zellen umgeben, zwischen denen ziemlich grofse Intercellularräume verlaufen. Die Spaltöffnungen der Vorläuferspitze sind in ungefähr gleicher Zahl auf den gleichen Flächen wie im Blatt vorhanden und ebenso gebaut.

Wir haben es also mit einem ganz ähnlichen Verhältnis zu tun wie bei Doryanthes. Entrollt sich ein junges Blatt, so tritt aus seinem Grunde die schon völlig entwickelte Vorläuferspitze des nächst jüngeren Blattes heraus, schützt die weiter nach unten liegenden Partien des Blattes und die jüngsten Blattanlagen, indem es sich kapuzenförmig über das nächstjüngere Blatt setzt und zugleich als Abschlufskörper nach aufsen hin fungiert. Die Intercellularen haben den Gasaustausch des noch umhüllten Blattes mit der Atmosphäre durch die Spaltöffnungen der Vorläuferspitze zu besorgen.

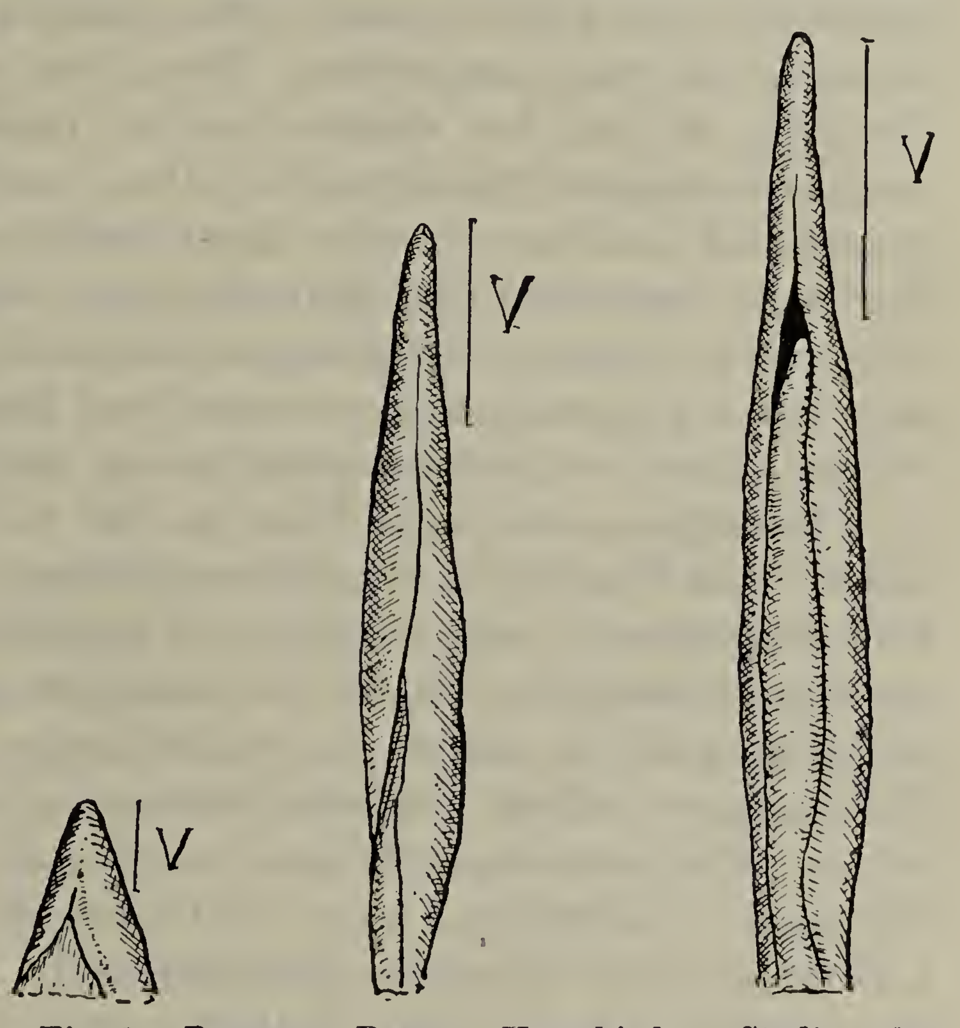


Fig. 8. Dracaena Draco. Verschiedene Stadien der Blattentwicklung. Die älteren Blätter umgeben die jüngeren mit Lamina scheidenförmig, während die Vorläuferspitze *V* als Abschlufskörper nach oben und nach aufsen die Knospe schützt. Natürliche Gröfse.

Einen etwas anderen Bau zeigt die Vorläuferspitze verschiedener in feuchteren Gegenden lebender und rascher wachsender Cordyline-Arten z. B. Cordyline terminalis. In entwickeltem Zustande stellt hier die Vorläuferspitze ein gewöhnlich 5 mm langes, zartes Endchen des Blattes dar, das am ausgewachsenen Blatte bereits dürr erscheint oder schon abgefallen ist. Es tritt schon sehr früh auf, ehe noch eine deutliche Differenzierung des übrigen Blattes erfolgt ist, entwickelt sich rasch und bildet Spaltöffnungen aus. Bei Cordyline werden die jüngeren Blattanlagen von den Scheiden

der nächstälteren Blätter röhrenartig umhüllt. Allmählich wächst das junge Blatt heran, durchbricht mit der Vorläuferspitze die schützende Scheide, um ins Freie zu treten. In diesem Stadium ist sie vollständig entwickelt und in Funktion getreten und stirbt am entfalteten Blatte allmählich ab.

Sie stellt einen aus etwas in die Länge gestreckten Zellen ziemlich gleichmäfsig gebauten, cylindrisch fadenförmigen Gewebekörper dar. Im unteren Teile vereinigen sich die sämtlichen Gefäfsbündelstränge des Blattes, so dafs der gröfste Teil des Gewebes der Vorläuferspitze aus diesen besteht. Die Siebteile sind, gegenüber den Gefäfsen, nur wenig ausgebildet. Nach oben zu nehmen die Gefäfse allmählich ab und der oberste Teil der Vorläuferspitze besteht nur aus gleichmäfsigem Grundgewebe. Dort, wo die einzelnen Gefäfse endigen und auch etwas weiter oben, sind eine Anzahl von über die Epidermis emporragender Spaltöffnungen angeordnet. Aufserdem treten an der jungen Vorläuferspitze durch teilweise Verquellung der nach aufsen gelegenen Epidermiswand und Emporheben der Cuticula Schleimpapillen auf, welche später platzen und ihren Inhalt entleeren.

Befreit man ein junges Blatt von der sie nach aufsen dicht abschliefsenden Scheide des nächstälteren Blattes, so zeigt sich, dafs die Vorläuferspitze von einer förmlichen Wasserhülle umgeben ist, obwohl ein Wassereintritt von aufsen her unmöglich ist. Diese Wasserausscheidung geschieht durch die Spaltöffnungen, welche mit den Gefäfsendigungen durch Intercellularräume in deutlicher Verbindung stehen. Man kann sie auch noch an schon ins Freie getretenen Vorläuferspitzen beobachten, wenn die Pflanze in einem feuchten Raum z. B. unter einer Glasglocke gehalten wird. Sobald aber das Blatt sich entfaltet hat und ihre Spaltöffnungen die Transpiration übernommen haben, hört bei ihnen die Wasserausscheidung und Schleimbildung auf.

Die Funktion der Vorläuferspitzen von Cordyline terminalis weicht von der der bisher beschriebenen Pflanzen ziemlich ab. Schon bei Smilax fanden wir, dafs die Gröfse und Ausbildung der Vorläuferspitzen als Schutzorgan der jungen Knospe zurücktritt, indem die Blattscheiden diese Aufgabe übernehmen. Bei Cordyline und der grofsen Mehrzahl der im folgenden zu beschreibenden Arten mit Vorläuferspitzen ist diese Bedeutung des Knospenschutzes zum Teil auf die Blattscheiden übertragen und die jungen Blattanlagen sind nach aufsen hin durch einen scheinbar luftdichten Abschlufs geschützt. Dadurch ist eine so massige Ausbildung der Vorläuferspitze wie wir

sie bei Doryanthes und Ornithogalum sahen, nicht mehr nötig. Statt dessen hat der cylindrische Fortsatz die Aufgabe, ähnlich der fest und dicht gedrehten Spitze einer Düte, das frühzeitige Aufrollen der Spreite zu verhindern. Durch die frühzeitige Entwicklung ihrer Gewebe besitzt das ganze Blatt an seinem oberen Ende einen festen mechanischen Halt. Erst wenn das zusammengerollte Blatt die Scheide verlassen hat, vermag es sich von unten her aufzurollen und auszubreiten. Schneidet man die Vorläuferspitze eines zusammengerollten Blattes unterhalb der Basis ab, so tritt eine vorzeitige Aufrollung der oberen Blattpartien ein. Die Lamina müfste sich ohne festen Verschlufs an ihrer Spitze innerhalb der Scheide spreizen und ein Herausdringen aus der Scheide erschweren oder unmöglich machen. So aber vermag sich das junge Blatt in der engen Röhre der Blattscheide langsam nach oben zu schieben. Den Druck und die mechanische Reibung, welcher dabei ausgeübt wird, erfährt jedoch nicht die noch anderen Funktionen angepafste Vorläuferspitze, sondern die unteren festgerollten Partien der Lamina. Diese bewirken auch infolge ihres starken Wachstums, dafs sich die Scheide des nächstälteren Blattes immer mehr erweitert, bis schliefslich an den oberen Partien eine schmale Öffnung entsteht, durch welche die Vorläuferspitze ins Freie zu treten vermag. An eine mechanische Beihilfe der Vorläuferspitze durch Druck beim Herausdringen aus dem Scheidenteile ist bei der Zartheit der meisten dieser Vorläuferspitzen nicht zu denken. Aufser der Bedeutung des Knospenabschlusses finden wir noch vor allem die Funktion der Transpirationseinleitung in Form von Guttation deutlich ausgebildet.

Aroideen.

Bei den Aroideen wurde zuerst die Wasserausscheidung in flüssiger Form und zwar bei Richardia aethiopica von Habenicht[1]) erkannt. An diese schlossen sich die Beobachtungen von Schmidt[2]), Duchartre[3]) und Molisch[4]) bei Colocasia antiquorum, Rosanoff[5])

---

1) Habenicht, Über die tropfbare Absonderung des Wassers aus den Blättern der Calla aethiopica. Flora 1823 Nr. 34.

2) Schmidt, Beobachtungen über Ausscheidung von Flüssigkeit aus der Spitze der Blätter des Arum Colocasia Linneae. 1831.

3) Duchartre, Recherches physiol. anatom. et organog. sur la Colocase des Anciens. Annal. des sc. nat. sér. IV T. XII.

4) Molisch, Das Hervorspringen von Wassertropfen aus der Blattspitze von Colocasia nymphaefolia. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1903.

5) Bot. Ztg. 1869 pag. 881.

führte Remusatia vivipara, Mettenius[1]) Arum peltatum an. Volkens[2]) studierte das Phänomen der Guttation an Calla palustris in eingehender Weise. Die Stellen der Wasserausscheidung sind nun bei all diesen Pflanzen die als Vorläuferspitzen umgebildeten Blattspitzen. Goebel[3]) hat als erster auf diese morphologische Bedeutung

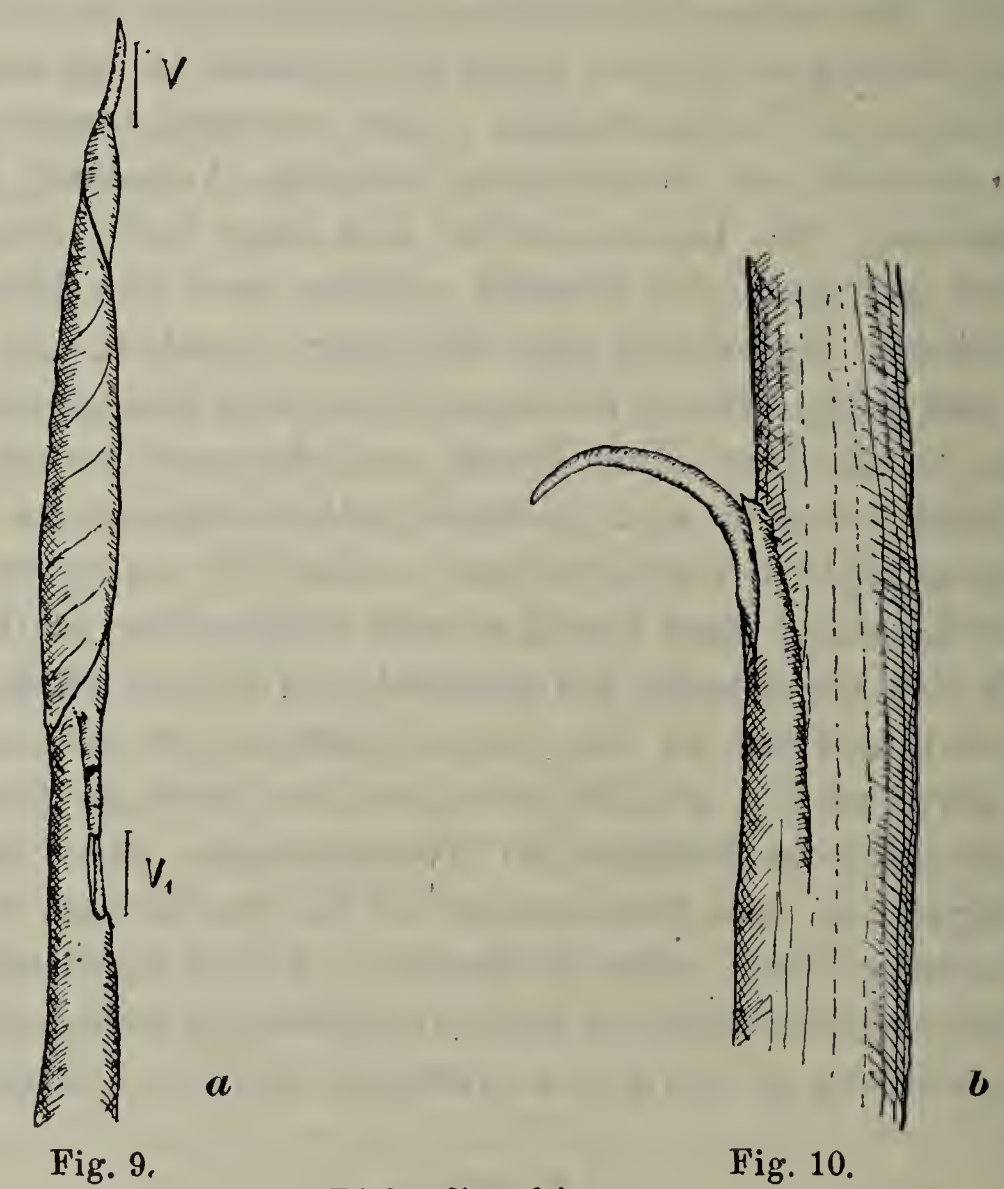


Fig. 9. Fig. 10.

Richardia africana.

a Junges zusammengerolltes Blatt, das in der Scheide des nächst älteren eingehüllt war. *V* Vorläuferspitze, V_1 Vorläuferspitze des nächst jüngeren Blattes, das in diesem Stadium noch aus der Scheide des sie später umhüllenden Blattes herausragt. Natürliche Gröfse.

b Aus der Scheide des nächst älteren Blattes herausdringende Vorläuferspitze. Natürliche Gröfse.

der „wasserausscheidenden Organe" hingewiesen. Doch beobachtete auch Volkens bei Calla palustris das frühzeitige Absterben der Blattspitze und erklärt sich dasselbe damit, dafs mit der Entfaltung der Blätter die transpirierenden Oberflächen bei gleichbleibendem

1) Mettenius, Filic. hort. bot. Lips.

2) Über Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern der höheren Pflanzen. Jahrb. des Kgl. bot. Gartens Berlin Bd. II pag. 166.

3) Organographie pag. 507.

Wurzeldruck vergröfsert werden, so dafs die am weitesten abgelegenen Epithemzellen der Spitze zuerst zu welken anfangen müssen.

Die Vorläuferspitze von Richardia stellt am ausgewachsenen Blatte ein 1—2 cm langes, gewöhnlich umgekehrt S-förmig nach unten hängendes, annähernd cylindrisches Organ mit wenig Chlorophyll-inhalt dar.

Sie tritt schon in den allerersten Stadien der Blattentwicklung auf. Zuerst wird sie von der zusammengerollten Lamina des nächstälteren Blattes umhüllt, später wächst dieses Blatt am Basalteile stark in die Länge, bis schliefslich das jüngere Blatt samt seiner Vorläuferspitze von den Scheiden überwachsen und eingehüllt wird. In dieser Scheide rückt nun das Blatt weiter nach oben, seine Vorläuferspitze, welche bereits eine Anzahl von Spaltöffnungen sowie vereinzelte Schleimpapillen trägt, dringt aus dem oberen Teile der zuerst dicht abschliefsenden Scheide nach aufsen, worauf das übrige Blatt nachfolgt. Später findet noch eine weitere Streckung und Ausbildung von Wasserspalten an den mittleren und unteren Teilen der Vorläuferspitze statt. Aufserdem treten häufig Zwillingsspaltöffnungen auf, wie es v. Minden ähnlich für Campanula Trachelium beschrieben hat.[1]) Die Vorläuferspitzen sind ziemlich gleichmäfsig gebaut. Im centralen Teile verlaufen die aus dem Blatte sich vereinigenden Gefäfsbündel ohne seitliche Auszweigungen. Die einzelnen Gefäfse sind grofs, der Siebteil ist in der Entwicklung etwas zurückgeblieben. Die Gefäfse endigen in der Nähe des oberen Endes der Vorläuferspitze und sind oben etwas zugespitzt. Um den Gefäfsbündelcylinder lagert sich das übrige Gewebe. Die dem Gefäfsbündelcylinder zunächst liegenden Zellen sind etwas langgestreckt, dann folgen isodiametrische Zellen. Die Epidermis ist der des Blattes gleich gebaut. Chlorophyllführendes Pallisadenparenchym fehlt. Die namentlich an den seitlichen Rändern des Blattes ausgebildeten Luftkammern sowie das lockere Schwammparenchym sind zwar im unteren Teil der Vorläuferspitze noch vorhanden, verschwinden aber in den mittleren Partien allmählich. Die Wasserspalten liegen hauptsächlich am oberen Ende, wo die Gefäfse endigen, und zwar auf der nach unten gewendeten Seite. Grofse deutliche Intercellularen führen von den Gefäfsen zu den Wasserspalten. Calciumoxalat kommt in Form von Raphiden und als Einzelkristalle vor. Aufserdem treten auch die im Blatt vorhandenen Sekretschläuche

---

1) Beiträge zur anatom. und physiol. Kenntnis Wasser sezernierender Organe. Bibliotheka Botanica Heft 46 1899 pag. 35.

und Gerbstoff namentlich an den Spaltöffnungen und Wasserspalten auf. Chlorophyll und Stärke ist nur sehr wenig vorhanden.

In physiologischer Beziehung reiht sich die Vorläuferspitze von Richardia eng an die von Cordyline an, nur dafs hier die Verhältnisse noch deutlicher liegen. Sie bildet nicht nur einen Abschlufskörper des eigenen Blattes, sondern sie schliefst auch beim Heraustreten aus der Scheide diese vor dem Eindringen von Wasser, Tiere etc. nach aufsen hin ab, bis die zusammengerollte Lamina nachfolgt. Die Wasserausscheidung beginnt schon in geringem Mafse innerhalb der umhüllenden Scheide. Aber erst wenn das ganze Blatt entfaltet ist, tritt die Guttation in vollem Mafse ein. Wir haben also an der Vorläuferspitze von Richardia auch eine Art Funktionswechsel, ähnlich wie bei Dioscorea macroura und Gloriosa superba. Sie stirbt am ausgewachsenen Blatt, wie es bei anderen Pflanzen der Fall ist, nicht ab, sondern bildet sich in ein wasserausscheidendes Organ um. Es entsteht nun auch die Frage, ob und in welcher Weise neben der Transpirationseinleitung auch eine Einleitung der Atmung innerhalb der sie umschliefsenden Scheiden stattfinden kann. Verschiedene Versuche durch starkes Einblasen, Eingiefsen dünnflüssiger Farbstofflösungen bei Richardia, Musa u. a. zeigte, dafs die Blattscheiden absolut luftdicht abschliefsen, also ein Eindringen von Luft von aufsen her nicht stattfinden kann. Eine Untersuchung der Blattscheiden ergab nun, dafs sie nach innen zu wohlentwickelte Spaltöffnungen besitzen, welche zum Teil mit den Luftkammern des Blattstieles in Verbindung stehen. Es wäre nun denkbar, dafs diese Spaltöffnungen der Scheide des nächstälteren Blattes eine Atmungstätigkeit der jungen Vorläuferspitze ermöglichen, umsomehr, als die Vorläuferspitzen nicht dicht der Scheide anliegen, sondern frei wie in eine Röhre hineinragen.

Ähnliche Verhältnisse im anatomischen Aufbau und der Funktion zeigen sich bei Calla palustris. Volkens[1]) hat diese Vorläuferspitzen als wasserausscheidende Organe in eingehendster Weise untersucht, so dafs ich auf diese Arbeit verweisen kann. In der äufseren Gestalt weichen sie von den Vorläuferspitzen von Richardia africana etwas ab. Während sie bei letzteren einen langen, fast wurmartigen Fortsatz bilden, stellen sie bei Calla palustris „ein 5—7 mm langes, nach vorn sich verjüngendes, seltener ein kurz knopfartiges, nach oben verbreitertes Organ dar, das wahrscheinlich aus der Umrollung und Verwachsung der Blattränder entstanden ist". Ähnlich gebaut und

1) G. Volkens, Über Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen. Jahrb. d. Kgl. bot. Gartens zu Berlin 1883, pag. 169.

ebenfalls mit Wasserspalten versehen, ist die Vorläuferspitze von Peltantra virginica.

Bei Diefenbachia picta finden wir ganz ähnliche Vorläuferspitzen wie bei Richardia africana. Die Vorläuferspitze ist 1—1,5 cm lang, gerade oder etwas gedreht, cylindrisch und an entrollten Blättern zum Teil vertrocknet und abgefallen. Die Entwicklung ist die gleiche wie bei Richardia. Die Gefäfsbündel des Blattes verlaufen im Centrum der Vorläuferspitze und endigen in ihrem oberen Teile. Aufserdem sind namentlich an der Basis Tracheiden ausgebildet. Das letzte Ende ist fast glashell, bald vertrocknend und ohne Gefäfse. An der Spitze befindet sich eine Spaltöffnung, zu welcher langgestreckte Zellen von den Gefäfsendigungen führen. In der Nähe, wo die Gefäfsendigungen liegen, befinden sich seitlich Wasserspalten, welche durch Intercellularen miteinander in Verbindung stehen. Das Gewebe, welches die Gefäfsbündel umgibt, ist reich an Calciumoxalat, Stärke und Schleim. Der Übergang der Stärke in letzteren läfst sich deutlich beobachten. Chlorophyll besitzt die Vorläuferspitze nur sehr wenig. Die Guttation beginnt bereits innerhalb der Blattscheiden des nächstälteren Blattes und ist am stärksten an noch zusammengerollten Blättern, welche bereits ins Freie getreten sind. Die Vorläuferspitze von Diefenbachia picta ist vor allem durch ihre ungewöhnlich starke Schleimausscheidung charakterisiert. Dieselbe geschieht durch Verquellung der oberen Epidermiswand, Emporhebung und Platzen der Cuticula. An jungen sich eben entrollten Blättern ist die Schleimausscheidung so stark, dafs der Schleim in einem förmlichen Klumpen an der Vorläuferspitze hängt, mit dem ausgeschiedenen Wasser ein Stück weit nach unten läuft und das junge Blatt einhüllt. Die Schleimausscheidung und Wasserausscheidung gehen parallel miteinander und stehen in enger Beziehung. Beide treten nur bei kräftigen, raschwachsenden Pflanzen in sehr feuchten Gewächshäusern gewöhnlich vor der Blütenbildung auf. Für die Bedeutung dieser starken Schleimausscheidung erscheint vielleicht auf den ersten Blick die Erklärung Hungers[1]) am richtigsten, dafs der Schleim als

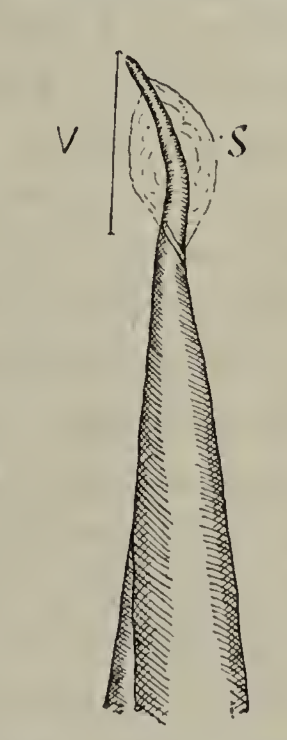


Fig. 11. *V* Vorläuferspitze von Diefenbachia picta mit Schleimausscheidung *S*. Natürl. Gr.

1) Hunger, Über die Funktion der oberflächlichen Schleimbildungen im Pflanzenreiche. 1899. Dissertation.

Schmiermittel anzusehen sei, durch welches beim Heraufschieben des Blattes aus der Scheide des nächstälteren der Reibungswiderstand vermindert wird. (Hunger ist übrigens die bei den Vorläuferspitzen der Monokotylen so häufige Schleimausbildung vollständig entgangen, indem er schreibt: „Ja selbst bei den Monokotylen, bei denen wir mit Ausnahme von Tradescantia eine oberflächliche Schleimbildung niemals nachweisen konnten, ist sie bei den Wasserformen in der Regel zu finden.") Gegen diese Bedeutung als Schmiermittel macht sich aber geltend, dafs der Schleim an den Vorläuferspitzen, so lange sie sich innerhalb der Blattscheiden befinden, nur verhältnismäfsig wenig gebildet wird. Er befindet sich dort nur an den Vorläuferspitzen und den obersten Blattpartien, welche frei in die Scheideröhre hineinragen, während die unteren Blattpartien allein die Reibung auszuhalten haben. In verstärktem Mafse tritt die Schleimbildung jedoch erst ein, wenn das junge Blatt und die Vorläuferspitze schon die schützenden Scheiden verlassen hat, also eine Reibung an anderen Pflanzenteilen ausgeschlossen ist. Wischt man die Schleimhülle an der Vorläuferspitze ab, so kann man bemerken, dafs die von den Wasserspalten ausgeschiedenen Wassertropfen über das junge, zusammengerollte Blatt fliefsen und die zarte Cuticula mit einer ständigen Wasserhülle umgeben. Wir müssen daher mit Goebel[1]) und Schilling[2]) die Bedeutung der Schleimbildung auch bei den Vorläuferspitzen der Monokotylen darin sehen, dafs der Schleim das Wasser festhält, den Hindurchtritt von Wasser erschwert und als Schutzmittel der jungen Pflanzenteile gegen unmittelbare Berührung mit Wasser dient. Ist die Wasserausscheidung geringer geworden, so legt sich der Schleim durch Austrocknung fest um die Vorläuferspitze, schliefst die Spaltöffnungen nach aufsen hin ab, verhindert eine vorzeitige eventuelle Vertrocknung der Vorläuferspitze, ohne die Funktion der Wasserspalten und Spaltöffnungen zu sistieren.[3]) Prefst man Karminemulsion unter Druck in die Wasserspalten verschiedener Vorläuferspitzen ein, so zeigt sich, dafs an den mit Schleimüberzug versehenen Vorläuferspitzen von Diefenbachia, Maranta, Cordyline etc. eine Injektion durch die Wasserspalten ins Innere nicht gelingt, während bei Richardia, Calla, denen eine Schleimhülle fehlt, eine

---

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II. Teil pag. 235, 236.

2) Schilling, Anatomisch-biologische Untersuchungen über Schleimbildung der Wasserpflanzen. Flora 1894 pag. 280.

3) Kühn, Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefäfskryptogamen. Flora 1889 pag. 487.

solche leicht stattfindet. Ich möchte dieses Verhalten auf die Verschlufsfähigkeit des Schleimes zurückführen. Stahl ist der Ansicht, dafs Gallertüberzüge als Schutzmittel gegen Tierfrafs zu dienen haben. Nun ist es gerade bei Diefenbachia auffällig, dafs die Vorläuferspitzen im Hauptstadium der Schleimausscheidung oft über und über mit Blattläusen bedeckt sind, während sie auf den übrigen Teilen des jungen Blattes wenig auftreten. Es scheint ihnen speziell diese Schleimausscheidung zuzusagen. Ob sie dadurch abgehalten werden, die Vorläuferspitze selbst aufzuzehren, was zwar auch hie und da vorkommt, wage ich nicht zu entscheiden. Gegen das Gefressenwerden durch Schnecken oder gröfsere Tiere sind sie durch Raphiden und scharfe, giftig wirkende Stoffe hinreichend geschützt.

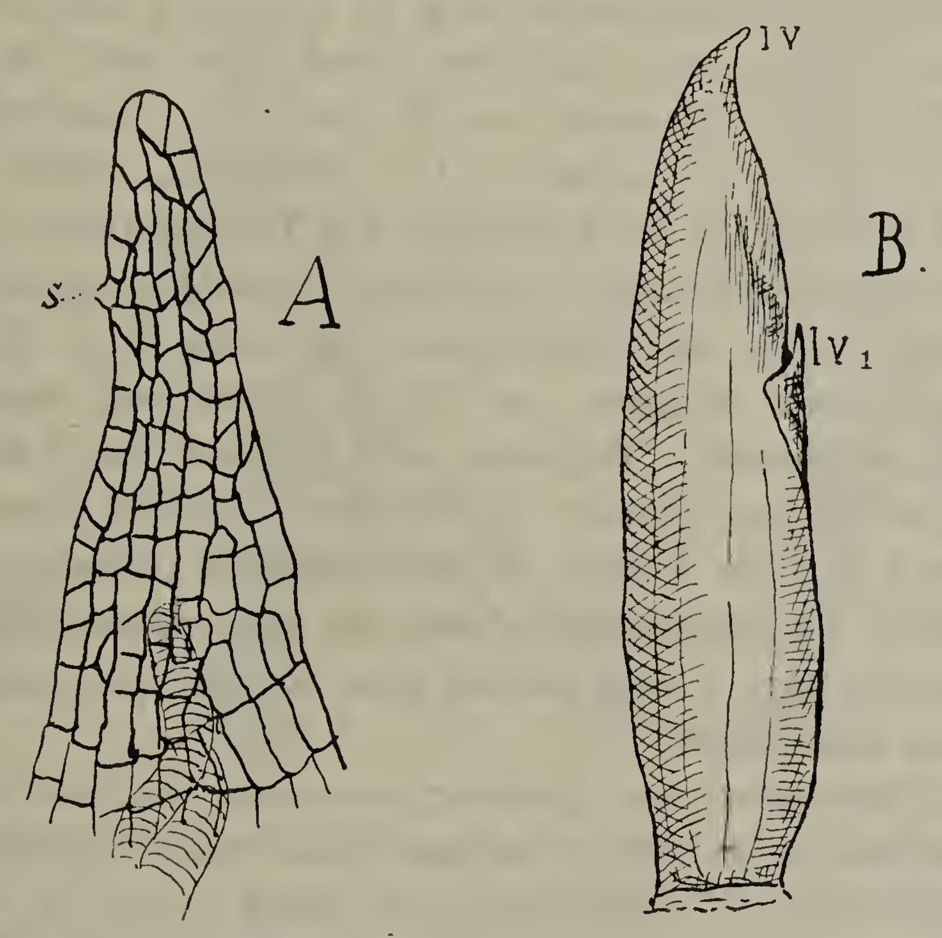


Fig. 12. Acorus Calamus.

A. Vorläuferspitze eines jungen Blattes. *S* geplatzte Schleimpapille, welche ihren Inhalt entleert hat. 260fach vergr.

B. Junge Blattknospe. *V* und V_1 Vorläuferspitzen. $1^1/_2$fach vergröfsert.

Bedeutend weniger ist die Vorläuferspitze bei Acorus Calamus ausgebildet und am ausgewachsenen Blatt kaum mehr zu erkennen. Ihre Funktion vollzieht sich vollständig in der Knospenlage, ehe das Blatt überhaupt ins Freie getreten ist. Sie ist schon am jüngsten Blatte als länglicher Fortsatz entwickelt, wächst rasch heran und hat ihre Entwicklung gewöhnlich schon abgeschlossen, wenn das Blatt eine Länge von 2 cm erreicht hat. Sie besitzt dann die Gröfse von

ungefähr 1 mm und besteht aus langgestreckten, nach aufsen etwas gewölbten, fast durchsichtigen Zellen. Gefäfsbündel fehlen ihr. Erst an der Grenze gegen das Blatt endigen die Gefäfse in die Vorläuferspitze und hier sitzen auch einige Spaltöffnungen. Die jungen Blätter sind bei Acorus Calamus in der Weise ineinander gesteckt, dafs die Spitze des Blattes, also vor allem seine Vorläuferspitze, aus dem nächstälteren Blatte herausragt und erst vom übernächsten Blatte umhüllt wird.

Befreit man ein junges Blatt vorsichtig von den sie umhüllenden älteren Blättern, so bemerkt man an der Vorläuferspitze gewöhnlich ausgeschiedene Wassertröpfchen hängen. Aufserdem wölben sich an ihr einzelne Schleimpapillen empor, welche platzen und ihren Inhalt entlassen. Diese Schleimabsonderung ist so grofs, dafs die jüngeren Blätter dicht in Schleim eingebettet erscheinen und die Vorläuferspitze mit den als Colleteren von Hanstein[1]) beschriebenen Organen verglichen werden können. Die Bedeutung dieser Vorläuferspitzen liegt einerseits in der Einleitung der Transpiration, andererseits dient sie durch Ausscheidung von Schleim dem Knospenschutze. Da sich die unteren Teile der Pflanze, also vor allem auch die Knospenteile, unter Wasser befinden, so ist ein Schutz vor Benetzung mit Wasser sehr angebracht. Zugleich wird das von der Vorläuferspitze selbst ausgeschiedene Wasser durch den Schleim gewissermassen gebunden und für die zarten meristematischen Gewebe unschädlich gemacht. Eine weitergehende, durch die verschiedene Funktion bedingte Differenzierung treffen wir bei einer Anzahl von Aroideen, z. B. bei Caladium esculentum.

Die Vorläuferspitze von Caladium esculentum stellt im entwickelten Zustand des Blattes an seinem oberen Ende einen kleinen, 3—4 mm langen, cylindrischen Fortsatz dar, der nach oben oft noch in ein zartes Spitzchen ausgezogen erscheint. Die 5—7 mm lange untere Partie verbreitert sich in die spitz zulaufende Lamina des Blattes und ist durch Emporbiegen der Seitenränder in der Mitte etwas muldenartig vertieft. An vollentwickelten ausgebreiteten Blättern stirbt sie durch Vertrocknen allmählich ab.

Entwicklungsgeschichtlich zeigt sich, dafs das obere cylindrische Ende schon sehr früh zur Ausbildung kommt, um ähnlich wie bei Cordyline und Richardia dem jungen zusammengerollten Blatte als Abschlufskörper zu dienen. Spaltöffnungen treten an ihm gewöhnlich

---

1) Hanstein, Über Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. Bot. Ztg. 1868.

nicht auf. In seinem Innern münden die letzten Endigungen der Gefäſsbündel. Auch wird Calciumoxalat in Drusenform in seinen Zellen abgelagert. Wenn das Blatt ungefähr eine Länge von 1 cm besitzt, rollt sich, wie aus der Figur zu ersehen ist, die Lamina unterhalb des cylindrischen Endchens etwas auf, eilt in der Entwicklung dem übrigen Blatte voraus und bildet so die untere basale Partie der Vorläuferspitze. In der dadurch entstandenen Mulde treten Wasserspalten von ungewöhnlicher Gröſse auf, welche an fertigen Vorläufer-

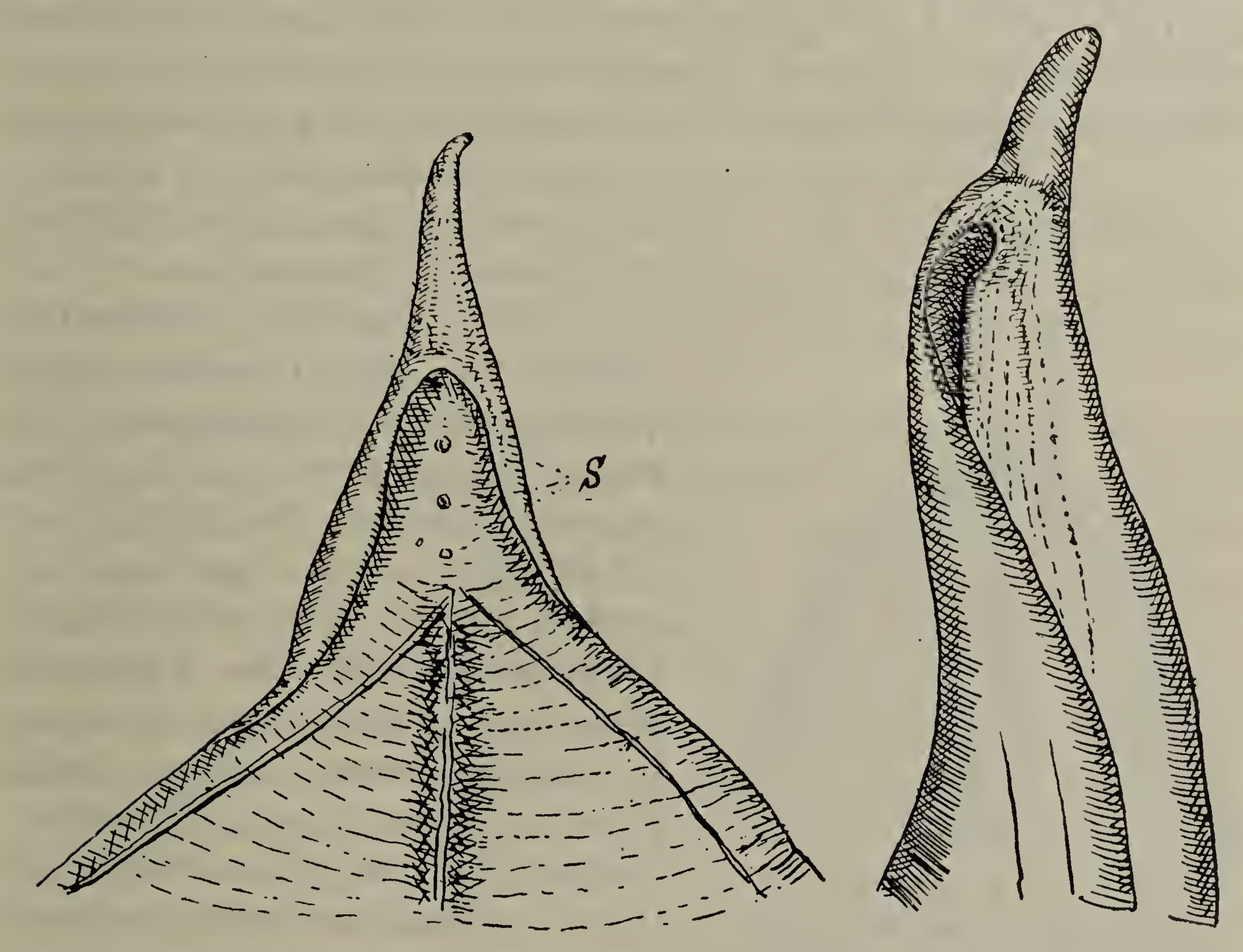


Fig. 13. Caladium esculentum. Vorläuferspitze eines ausgebreiteten Blattes. Der obere cylindrische Teil dient als Abschluſskörper, der untere muldenförmige besitzt groſse Wasserspalten (*S*). 10fach vergröſsert.

Fig. 14. Caladium esculentum. Junges in Aufrollung begriffenes Blatt mit Vorläuferspitze.

spitzen sich mit freiem Auge als nadelstichähnliche Durchbohrungen deutlich erkennen lassen. Die Wasserspalten gehen aus gewöhnlichen Spaltöffnungen hervor, erweitern aber ihre Spalten bald so sehr, daſs sie kreisrund erscheinen. Die Guttation beginnt bei ihnen erst, wenn die Vorläuferspitze die Scheiden des nächstälteren Blattes durchbrochen hat, an die Atmosphäre gelangt ist und das ganze Blatt in rasches Wachstum und Ausbildung seiner Teile getreten ist. Sobald das Blatt sich ausgebreitet hat und vollständig entwickelt ist, hört sie allmählich auf. Der basale Teil der Vorläuferspitze, an welchem die

Wasserspalten liegen, besteht aus einem sehr lockeren, einem Schwammparenchym ähnlichen Zellen, zwischen welchen grofse Intercellularen zu den Gefäfsbündeln führen, deren angelagerte Tracheiden in ihnen münden. — Die Wasserausscheidung erfolgt durch Infiltrierung der Intercellularen und Hervortreten des Wassers aus den Wasserspalten. Ein Herausschleudern, wie es für Colocasia antiquorum bekannt ist, konnte ich hier nicht bemerken.

Wir haben also bei Caladium esculentum eine deutliche Teilung der Vorläuferspitze nach ihren verschiedenen Funktionen. Die obere cylindrische Partie dient als Abschlufskörper, die untere als Wasserausscheidungsapparat, welcher die Transpiration und auch die Atmung so lange für das grofse bis über 2 m hoch werdende Blatt zu besorgen hat, bis dieses sich entfaltet hat.

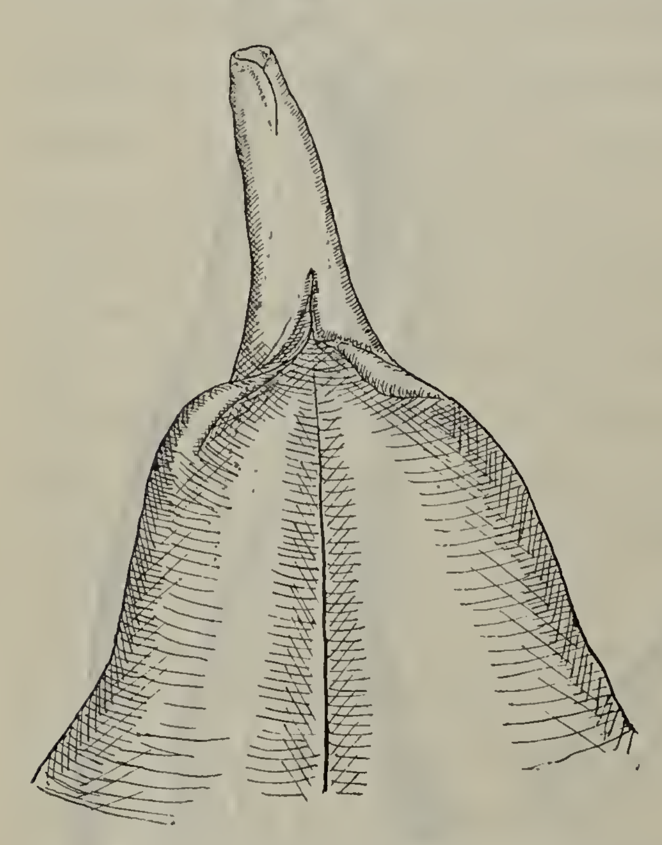


Fig. 15. Alocasia van Houttei. Die cylindrische Vorläuferspitze ist durch Zusammenrollen und Verwachsung der Ränder entstanden und bildet an ihrem oberen Ende eine sackartige Vertiefung, in welcher Wasserspalten liegen. 7 fach vergröfsert.

Ganz ähnliche Verhältnisse treffen wir bei Colocasia antiquorum, deren Vorläuferspitzen in anatomischer, physiologischer und organographischer Beziehung von Duchartre[1]) sehr eingehend behandelt wurden. Eine abweichende Entwicklung zeigt die Vorläuferspitze von Alocasia van Houttei. In ausgewachsenem Zustand stellt sie ein ca. 5 mm langes, cylindrisches Endchen dar, wie wir es ähnlich bei Colocasia antiquorum finden, das dem Blatte aufsitzt. Sie ist an ihrem oberen und unteren Ende aber nicht abgeschlossen, sondern zeigt eine Vertiefung und erweckt den Anschein als stelle sie ein Röhrchen dar. Auf einem Längsschnitt bemerkt man, dafs der Hohlraum der Röhre nicht durch die ganze Vorläuferspitze führt, sondern nur eine weit ins Gewebe herabführende sackartige Vertiefung darstellt. Entwicklungsgeschichtlich zeigt sich, dafs die Vorläuferspitze schon sehr bald angelegt wird und sich mit ihren Rändern nach oben zu einer Röhre zusammenrollt. Später ver-

1) Recherches sur la Colocase des Anciens. Annal. des scienc. nat. ser. IV Tom. XII.

wächst die untere Partie dieser Ränder zu einem gleichmäfsigen Gewebe, das auch den ganzen Innenraum erfüllt und sich später durch Zellstreckung vergröfsert. Die obere Partie dagegen legt sich ohne Verwachsung nebeneinander und stellt so die sackartige Vertiefung dar. In sie münden eine Anzahl von Wasserspalten mit fast kreisrunder Spalte, welche an jungen, in lebhaftem Wachstum befindlichen Blättern starke tropfenförmige Wasserausscheidung zeigen. Die Vorläuferspitze besteht aus sehr lockerem Gewebe mit grofsen Intercellularen, in welches die Gefäfsbündel des Blattes verlaufen. Diese vereinigen sich nicht zu einem gemeinsamen Bündel, sondern endigen rings im Kreise um die die Wasserspalten führende Röhre. In vielen Epidermiszellen findet sich Calciumoxalat in Form von Drusen abgelagert. An ausgewachsenen Blättern hängt die Vorläuferspitze nach abwärts und die Wassersekretion hört allmählich auf, sobald das Blatt sich entrollt hat und so selbst die Funktion der Transpiration zu übernehmen vermag.

Wir sehen also auch hier die Bedeutung der Vorläuferspitze in der Einleitung der Transpiration, Ablagerung von Sekreten und als Abschlufskörper. Das Blatt ist ebenso wie bei Colocasia in jungem Zustande eingerollt und von der Scheide des nächstälteren Blattes umgeben. Durch die frühe Verwachsung des basalen Teiles der Vorläuferspitze wird die Einrollung des Blattes fixiert, bis die ganze Lamina die Scheide verlassen hat, während der obere Teil solange für das gesamte Blatt die Transpiration in Form von Guttation übernimmt.

Bei Remusatia vivipara finden sich ähnliche Verhältnisse. Hier wird die Vorläuferspitze ebenfalls durch Verwachsen der heraufgebogenen Ränder der Blattspitze gebildet. Doch ist diese Verwachsung nur auf einen kleinen Teil beschränkt. Aufserdem greifen sie im oberen Teile der Vorläuferspitze nicht zu einer Röhre übereinander, sondern bilden eine nach aufsen offene Mulde. Die Guttation ist bei Remusatia eine noch bedeutendere als bei Alocasia und findet hauptsächlich an lebhaft wachsenden Blättern statt.

Noch etwas weiter geht die Differenzierung bei Anthurium. Am ausgewachsenen Blatt stellen die Vorläuferspitzen von Anthurium Andreanum eine von der Lamina nach unten herabhängende Träufelspitze von ca. 2 cm Länge dar, welchem ein 1—2 mm langes, konisches Endchen aufsitzt. Sie ist besonders an jüngeren Blättern durch ihren geringen Chlorophyllgehalt ausgezeichnet und mit einer dünnen Schleimschicht bedeckt. Dafs diese Träufelspitze als Vorläuferspitze anzusehen ist, ergibt die Entwicklungsgeschichte. Schon das erste vom Vegetations-

punkt abgegliederte und eingerollte Blatt, ähnlich wie bei Richardia u. a., besitzt eine im Verhältnis zu seiner Gröfse bedeutende Vorläuferspitze von 1—2 mm Länge. Sie stellt ein aus gleichmäfsigen länglichen Zellen gebildetes, cylindrisches Spitzchen dar, ohne Gefäfsbildung und ohne Spaltöffnung. Ihre Oberfläche ist mit emporgewölbten Schleimpapillen bedeckt, welche einen stark lichtbrechenden körnigen Inhalt enthalten. Diese Körnchen quellen, sprengen die Cuticula, treten als durch Rutheniumrot sich färbenden Pektoseschleim in Tropfenform heraus, um die ganze Knospe zu überziehen. In einigen Zellen findet Ablagerung von Calciumoxalat statt. Wir haben hier eine ähnliche Ausbildung der Vorläuferspitze wie wir sie bei Acorus Calamus gesehen haben und wie sie in gröfserer Form bei einigen später zu erwähnenden Marantaceen auftritt. Schon am zweiten oder dritten dem Vegetationspunkt folgenden Blatt vertrocknet diese Spitze und fällt später ab. An ihrer Basis entsteht jetzt durch Streckung des Gewebes eine zweite ebenfalls cylindrische, an ausgewachsenen Blättern bis 7 mm lange Vorläuferspitze, welche den eigentlichen Abschlufskörper des Blattes darstellt. In ihr endigen die Gefäfsbündel des Blattes. Ähnlich wie bei Caladium sind auch hier gewöhnlich keine Spaltöffnungen ausgebildet, das Gewebe ist ziemlich gleichartig um die Gefäfsbündel gruppiert und hat Gerbstoff und Calciumoxalat in Drusenform in seinen Zellen abgelagert. Bei Anthurium sind die jungen zusammengerollten Blätter nicht von den Scheiden der nächstälteren Blätter umgeben, sondern von je einem Niederblatt eingehüllt, welches in gleicher Weise die Ausbildung der beiden Vorläuferspitzen zeigt. Wenn das Blatt ins Freie getreten ist, verharrt es noch längere Zeit in wachstumfähigem, [eingerolltem Zustande, während sein Blattstiel eine bedeutende Streckung erfährt. Nur die Spitze des Blattes unterhalb dem konischen Vorläuferfortsatz, welche später die Träufelspitze vor-

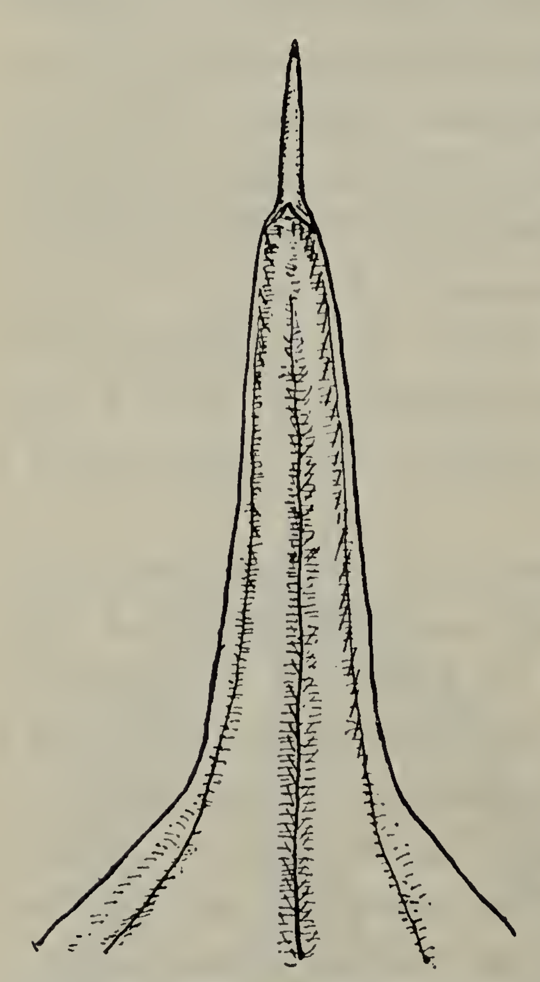


Fig. 16. Anthurium Andreanum. Vorläuferspitze. Die zuerst gebildete Partie ist bereits abgestorben und an der Spitze kaum noch zu sehen, die zweite bildet einen konischen Ansatz und dient als Abschlufskörper, die dritte ist als Träufelspitze ausgebildet und trägt auf ihrer Unterseite Wasserspalten. 2fach vergröfsert.

stellt, eilt jetzt in der Entwicklung dem übrigen Blatte voran, bildet auf seiner Unterseite Wasserspalten aus und beginnt sich löffelartig aufzurollen, wie wir es in kleinem Mafsstab bei Caladium gesehen haben. Auf seiner Oberseite scheidet sich durch Sprengung der Cuticula Pektoseschleim ab, welcher bald die ganze Träufelspitze und einen grofsen Teil der eingerollten Lamina überzieht. Legt man ein junges, eingerolltes Blatt in Alkohol, so ist die Träufelspitze durch frühgebildeten, herausdiffundierten Gerbstoff braun gefärbt, während die Lamina selbst farblos ist, was neben ihren früh ausgebildeten Wasserspalten und ihre frühe Aufrollung auf die Funktion der Träufelspitze hinweist. Später entrollt sich das Blatt infolge von Streckung seiner Zellen und tritt in Dauerzustand über. Aber auch die Gewebe der Träufelspitze erfahren noch weiteres Wachstum und Ausdehnung. Dadurch müfsten an den schon früh in Dauerzustand übergegangenen Wasserspalten Spannungen entstehen, da ihre Zellen dem Wachstum der übrigen nicht mehr zu folgen vermögen.

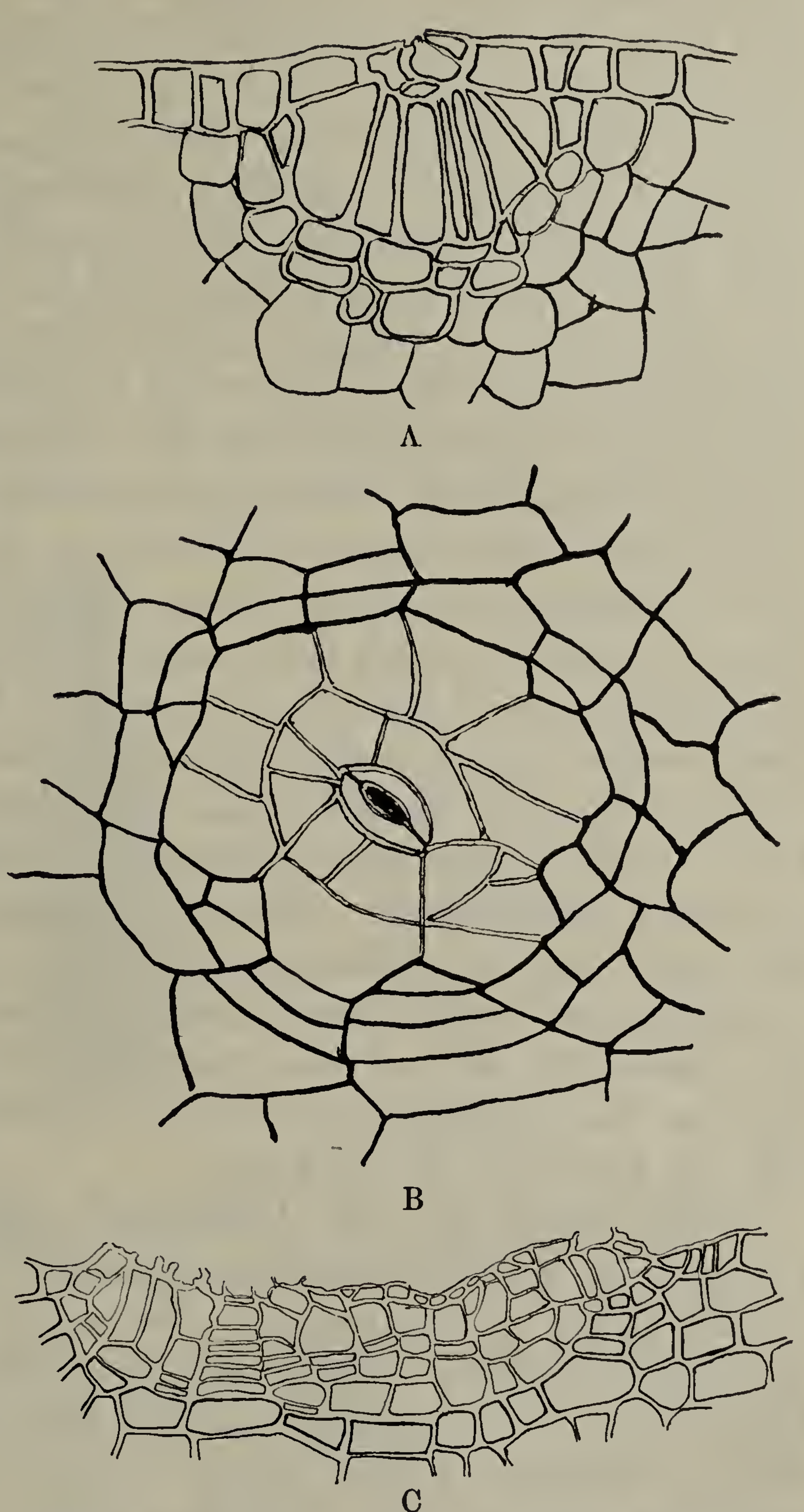


Fig. 17 (A), 18 (B), 19 (C). Anthurium Andreanum. Wasserspalte auf der Unterseite einer Vorläuferspitze, welche durch spätere Wachstumsvorgänge der umliegenden Gewebe desorganisiert und abgestofsen wird. A = Querschnitt; B = von oben gesehen; C = weiter vorgeschrittenes Stadium der Abstofsung der Wasserspalte und der ihr benachbarten Gewebe. A u. B 260fach, C 120fach vergr.

Dies zu verhindern, tritt rings um jede der Wasserspalten ein eigentümlich ausgebildetes Teilungsgewebe auf, welches nach Bedürfnis neue Zellen nach der Wasserspalte zu bildet. Es entstehen dadurch Gewebekörper, welche je nach dem Alter der Vorläuferspitze verschieden gebaut sind und besonders in jüngeren Stadien den Anschein von in das Blattgewebe eingesenkten Drüsengebilden darstellen. Zuerst strecken sich die Nachbarzellen der Atemhöhle in die Länge, die Spalte wird durch braune Massen verstopft und aufser Funktion gesetzt. Dann bilden sich etwas weiter innen im Gewebe in den die Wasserspalte umgebenden Zellen Querwände. Die dadurch neugebildeten Zellen strecken sich und schliefslich tritt eine Zerreifsung und Desorganisation der ganzen durch das Teilungsgewebe nach aufsen abgeschlossenen Gewebepartie samt der Wasserspalte ein. Die neuerstandenen Zellen bilden aufserdem in ihrem Innern braune, harzige, gerbstoffartige Massen, wodurch sie sich nach aufsen abschliefsen. Legt man Vorläuferspitzen älterer Blätter in Alkohol, so diffundieren diese harzige Stoffe heraus und können so schon mit freiem Auge als bräunliche Punkte beobachtet werden. Eine Korkbildung tritt nicht ein. Die durch das Teilungsgewebe gebildeten Zellwände lösen sich in konzentrierter Schwefelsäure. Diese eigentümliche Abstofsung der Spaltöffnungen durch ein Teilungsgewebe konnte ich aufser bei Anthurium Andreanum bei verschiedenen daraufhin untersuchten Anthurium-Arten und zwar stets nur auf der Unterseite der Träufelspitze antreffen. Auch an dem cylindrischen Teile der Vorläuferspitze tritt sie manchmal auf, besonders an der Basis.

Wir haben also bei Anthurium Andreanum drei nach ihrer Funktion in der Entwicklung aufeinanderfolgenden Partien an der Vorläuferspitze zu konstatieren. Der zuerst gebildete Teil dient als schleimausscheidendes Organ dem Knospenschutze. Der darauf gebildete zweite Teil schliefst das zusammengerollte Blatt nach oben hin ab, verhindert ein zu frühes Aufrollen der Lamina und dringt zuerst aus dem das junge Laubblatt umhüllenden Niederblatt hervor. Der zuletzt gebildete Teil der Vorläuferspitze dient einerseits der Einleitung der Transpiration, andererseits bildet er sich später zu einer Träufelspitze um und hat als solche die Ableitung des über die Lamina rinnenden Niederschlagswassers zu besorgen. Durch frühzeitige Ausscheidung von Schleim schützt sie ihr Gewebe vor dem ungünstigen Einflufs der Benetzung, bis eine erst später auftretende stärkere Cutinisierung diese Aufgabe zu übernehmen vermag.

Die eigentümliche, von der Mehrzahl der Monokotylen ab-

weichende sympodiale Blattbildung[1]) bei den Aroideen Helicodiceros, Helicophyllum, Dracunculus, Sauromatum zeigt auch in bezug auf die Bildung der Vorläuferspitzen etwas abweichende Verhältnisse. Die Vorläuferspitzen treten an allen Blattzipfeln auf, sind aber nur wenig differenziert. Schon in ganz jungem Zustand bilden sie sich durch Ausgestaltung von Wasserspalten, Übergang des Gewebes in Dauerzustand als solche aus. In ihnen münden die Gefäfsbündel der einzelnen Blattzipfel und verbreitern sich dort noch durch Anlagerung von Tracheiden. Beim Aufbrechen des das Blatt umhüllenden Niederblattes treten alle oberen als Vorläuferspitzen ausgebildeten Enden der eingefalteten Blattzipfel fast gleichzeitig an die Atmosphäre. Sie sind etwas nach unten gekrümmt und jedes der Endchen scheidet nun aus seinen Wasserspalten Wasser-

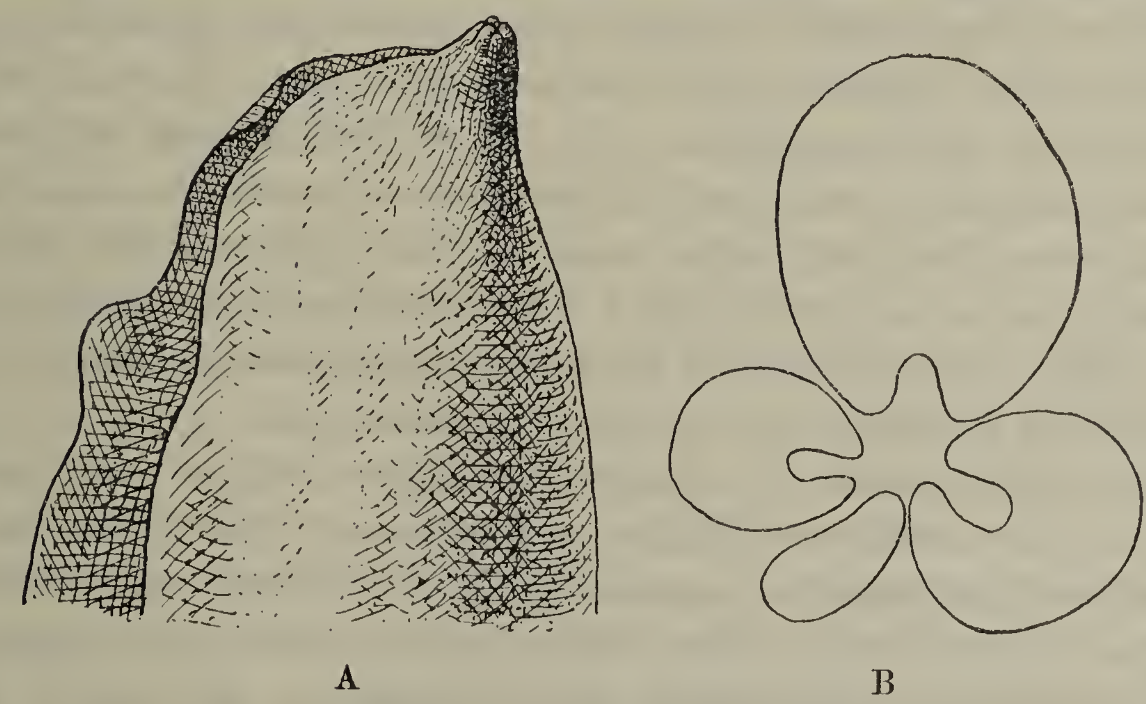


Fig. 20. Amorphophallus Rivieri. A = Spitze des Niederblattes. Die zugespitzte Partie ist von der verkümmerten Lamina gebildet. B = Querschnitt der letzteren. 2fach vergröfsert.

tröpfchen in reichlichem Mafse ab, was bereits Ramey[2]) beobachtet hatte. Sobald sich das ganze Blatt entfaltet hat, hört die Wasserausscheidung auf. Es kann also hier die Hauptfunktion in der Einleitung der Transpiration gesucht werden. Daneben vermögen die Vorläuferspitzen durch ihren kräftigen Bau ähnlich der Bohrspitzen beim Hervorbrechen der jungen Blatteile aus dem Niederblatt in mechanischer Weise mitzuwirken. Bei Sauromatum peltatum, Amorphophalus Rivieri u. a. zeigt die Vorläuferspitze ganz ähnliche Entwicklung. Untersucht man die scheidenförmigen Niederblätter, welche den jungen Blütenstand

1) Vgl. Goebel, Organographie der Pflanzen pag. 520.

2) Ramey, Sur la secretion aqueuse d'un Amorphophallus. Bull. de la Soc. Linnéenne de Paris 1874.

einschliefsen, so zeigt sich an ihrer Spitze eine Art Ringwall von knorpliger Beschaffenheit, der eine Anzahl sehr kleiner schuppenförmiger Blättchen umschliefst. Diese stellen die auf dem Stadium der Vorläuferspitze stehen gebliebenen reduzierten Blattzipfel dar und tragen an ihrem oberen Ende Spaltöffnungen, welche die Atmung und Transpiration für das rasch wachsende Niederblatt einzuleiten haben. Der Ringwall ist durch die Einrollung des Niederblattes an seinem oberen Ende entstanden und stellt eine Art Bohrspitze dar, welche beim Durchbrechen des Bodens die von ihm umschlossenen reduzierten Blattzipfel vor Verletzung schützt.

Bei Philodendron panduraeforme ist die Vorläuferspitze ein bis 5 mm langer cylindrischer Fortsatz des noch unaufgerollten Blattes, der häufig spiralgedreht, ähnlich einer Ranke und deutlich von der übrigen Lamina abgesetzt ist. Am ausgewachsenen Blatte ist sie vertrocknet und meist abgefallen. In ihrer Entwicklung eilt sie der Lamina bedeutend voraus und hat gewöhnlich bereits ihre volle Gröfse erreicht, wenn das Blatt selbst erst ca. 1 cm lang geworden ist. Ähnlich wie wir es bei ganz jungen Vorläuferspitzen von Richardia gesehen haben, ragt sie aus der Scheide des nächstälteren Blattes heraus und schliefst sie dicht nach aufsen pfropfartig ab.

Die Gefäfsbündel des Blattes vereinigen sich in der Vorläuferspitze zu einem centralen Bündel und endigen in ihrem oberen Teile. Der Gefäfsteil ist kräftiger ausgebildet als der Siebteil und besitzt eng verlaufende Spiralbänder. Das übrige Gewebe der Vorläuferspitze besteht aus ziemlich gleichmäfsig isodiametrischen oder etwas in die Länge gestreckten Zellen ohne besonders stark ausgebildete Intercellularräume. Diese Zellen besitzen viel Stärke und Schleim, jedoch kein Chlorophyll. Aufserdem treten gerbstoffführende Zellen, sowie solche, in denen Calciumoxalat in Raphiden- und Drusenform abgelagert wird, schon in sehr frühem Stadium der Blattentwicklung auf. Viele der Epidermiszellen wölben sich zu Papillen auf, welche Schleim enthalten, der später zum Teil durch Platzen der Wand heraustritt, zum Teil zu braunen Massen umgewandelt wird, welche Gerbstoff enthalten. Am basalen Teile der Vorläuferspitze treten schon frühzeitig Wasserspalten auf, ehe die Spaltöffnungen des Blattes ausgebildet werden. Sie zeichnen sich durch ihre grofse Öffnungsweite und die Unbeweglichkeit ihrer Schliefszellen aus, besitzen eine ziemlich grofse Atemhöhle und sind durch Intercellularen deutlich mit den Gefäfsen in Verbindung. Dem oberen Teil der Vorläuferspitze fehlen Spaltöffnungen vollständig.

Die Bedeutung der Vorläuferspitze von Philodendron pandurae-forme ist wie bei der grofsen Mehrzahl der übrigen Vorläuferspitzen der Monokotylen einerseits als Pfropfvorrichtung, andererseits als Organ für die Transpirationseinleitung, Atmung und als Ablagerungsort für Sekrete zu suchen. In ihrem Bau bildet sie eine Zwischenstufe zwischen der Vorläuferspitze von Diefenbachia und der der Musaceen.

Musaceen.

Die Vorläuferspitzen der Gattung Musa gehören durch ihre bedeutende Länge zu den auffallendsten der Monokotylen. Sie stellen z. B. bei Musa ornata einen gewöhnlich 5 cm, aber manchmal auch bis 10 cm langen, der noch zusammengerollten Blattspreite aufsitzenden, rankenartig gedrehten cylindrischen Fortsatz dar, der an seinem basalen Teile ca. 1 mm Durchmesser besitzt. Schon an der eben aus der Scheide des nächstälteren Blattes herausgetretenen Lamina ist sie braun und an der Spitze eingetrocknet und am ausgebreiteten Blatte gewöhnlich schon abgefallen. Raciborski beschreibt sie folgenderweise: „Zum Ranken (wie es H. v. Mohl angenommen hatte) sind diese Gebilde ganz unfähig; es fehlt ihnen an der Reizbarkeit und an mechanischen Elementen im Innern; ihre Funktion ist ebenso wie diejenige der ganz ähnlichen und ebenso weifsen Blattspitzen der Caesalpiniaceen mit der vollendeten Blätterentwicklung abgeschlossen, dagegen an den noch ganz jungen unentwickelten Blättern von Musa ohne offene Spaltöffnungen und Intercellularräume bis zur definitiven Gröfse entwickelt, ihre Spaltöffnungen sind offen, die Lufträume in dem Gewebe besonders grofs, die Anzahl der Sekretzellen in der Epidermis besonders stark entwickelt, in der Gestalt der grofslumigen, dünnwandigen Tracheiden, deren Wände zahlreiche, doch niedrige Spiralleisten besitzen. Dieses verholzte und doch dünnwandige Wassergewebe nimmt etwa $^1/_3$ der Querschnittsfläche der Blattspitze ein, während die Siebgruppen hier nur sehr klein sind. Ich konnte ebensowenig bei Musa wie bei Cynometra die Funktion der Blattspitzen sicher erkennen; aus dem anatomischen Bau könnte man vermuten, dafs dieselbe in dem Gasaustausch des jungen Blattes und vielleicht im Entfernen des überflüssigen Wassers besteht, was natürlich nur experimentell erforscht werden kann."

Die Vorläuferspitze von Musa ornata ist schon an den jüngsten Blattanlagen, noch ehe Gefäfsbündel ausgegliedert sind, als zarter durchsichtiger Fortsatz zu erkennen, an dem bald Spaltöffnungen auftreten. Auf der Epidermis bilden sich Reihen von Wülsten, welche

Schleim und körnigen Inhalt enthalten und später platzen. Aufserdem wird in den Epidermiszellen an älteren Vorläuferspitzen viel Gerbstoff gebildet, so dafs sie bräunlichschwarz erscheinen. Auch der ausgeschiedene Schleim reagiert zum Teil später mit Eisenchlorid auf Braun- bis Schwarzfärbung.

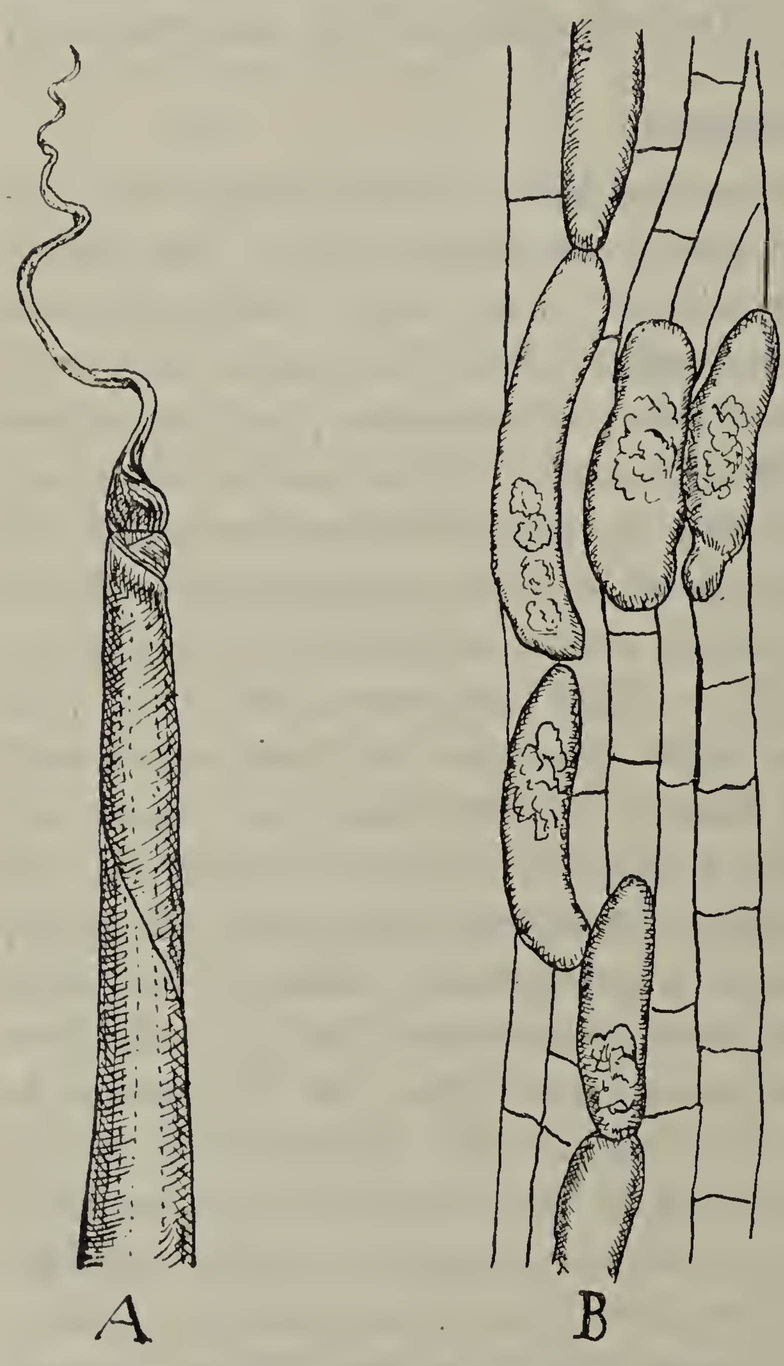


Fig. 21. Musa ornata.
A Rankenähnliche Vorläuferspitze, das zusammengerolle Blatt nach obenhin abschliefsend. Natürliche Gröfse.
B Partie aus einer jungen Vorläuferspitze mit Schleimpapillen. 260fach vergröfsert.

Die biologische Bedeutung der Vorläuferspitze von Musa schliefst sich eng an die der Mehrzahl der Vorläuferspitzen der Monokotylen. In erster Linie dient sie, wie bereits Goebel angeführt hat, als Abschlufskörper. Man kann hier deutlich sehen, wie das Blatt durch die Vorläuferspitze in der Einrollung solange fixiert wird, bis diese abstirbt, also das Blatt in das Stadium der Entfaltung getreten ist. Ihre Epidermiszellen verlaufen nicht in Längsreihen sondern in Spiralen, so dafs sie eigentlich die lang ausgezogene, zusammengedrehte Blattspitze darzustellen scheint. Doch wird sie in Wirklichkeit gleich von Anfang an cylindrisch angelegt und folgt durch ungleiches Wachstum ihrer Seiten dem Wachstum der zusammengerollten Lamina. Dadurch wird auch die eigentümliche spiralige Drehung der Vorläuferspitze erreicht, welche v. Mohl irrtümlich als Rankenbildung erklärt hatte. Beim Weiterwachsen ragt sie frei in die von der Scheide des nächstälteren Blattes gebildeten Röhre hinein und schiebt sich wie ein Bohrer nach oben. Zugleich schliefst sie beim Heraustreten aus der umhüllenden Scheide die nach innen liegenden jüngeren Blatt-

teile gleich einem lockeren Pfropf ab und verhindert das Eindringen von Regenwasser, Staub, Insekten etc. Man kann öfters bemerken, wie sie von Wassertropfen und Staubteilen umgeben ist, während die noch von der Scheide umhüllten Teile trocken und vollständig staubfrei erscheinen. Die zweite Funktion der Vorläuferspitze beruht, wie schon Raciborski aus dem anatomischen Bau schlofs, in der Einleitung der Transpiration und wohl auch der Atmung für das junge, noch spaltöffnungslose Blatt. Zieht man ein junges Blatt von unten her vorsichtig aus der Scheide des älteren, so bemerkt man, dafs die Vorläuferspitze ringsum feucht ist, während das Blatt selbst trocken erscheint. Eine junge Pflanze, welche von den umhüllenden Blattscheiden befreit war, schied in feuchter Atmosphäre deutlich Wasser in Tropfenform durch die Spaltöffnungen der Vorläuferspitze aus. Der ausgeschiedene Schleim verhindert durch Aufnahme des Wassers eine Benetzung der zarten meristematischen Blattteile. Ob und wie weit innerhalb der luftdicht nach aufsen abschliefsenden Scheiden Atmung stattfindet, konnte nicht experimentell nachgewiesen werden. Doch liegen auch hier wie bei Richardia nach innen zu Spaltöffnungen in der umhüllenden Scheide.

Bei Strelitzia Nikolai ist die Vorläuferspitze an dem ins Freie getretenen Blatte bereits vollständig eingetrocknet und abgefallen. An sehr jungen eingerollten Blättern stellt sie einen zarten fadenförmigen Fortsatz dar, der mehrere Centimeter lang zu werden vermag. Er besteht aus gleichmäfsig langgestreckten Zellen und zeigt wenig Gliederung. Seine Oberfläche ist mit Schleimpapillen bedeckt, Spaltöffnungen treten nur am basalen Teile auf. Die Gefäfse münden aus dem Blatt in die Vorläuferspitze. Doch hören hier bald ihre spiralen Verdickungen auf, so dafs sie am oberen Teile nur zarte Röhren darstellen, welche mit lichtbrechenden zu Schleim zerfliefsenden Körnchen erfüllt sind. Die Funktion dieser Vorläuferspitze ist ebenfalls in ihrer Bedeutung als Abschlufskörper und als wasser- und schleimausscheidendes Organ zu sehen.

Cannaceen.

Die Vorläuferspitze der Cannaceen ist ähnlich gebaut wie die der Musaceen. Bei Canna indica stellt sie einen bis 1 cm langen fadenartigen Fortsatz der zusammengerollten Lamina dar. Sie ist etwas gedreht und zum Unterschied der meisten anderen Vorläuferspitzen am oberen Ende etwas keulenförmig verbreitert. Schon am jüngsten Blatte ist sie deutlich abgegliedert und eilt dem Blatte in

der Entwicklung und im Wachstum bedeutend voraus. Es treten Gefäfsbündel auf, welche sich aus der Lamina in der Vorläuferspitze vereinigen und an ihren oberen Endigungen in dem keulenförmig verbreiterten Teile der Vorläuferspitze zahlreiche Tracheiden angelagert haben. Die Spaltöffnungen sind ziemlich klein und wenig an Zahl. Durch Verquellung der äufseren Epidermiswand und Sprengen der Cuticula wird Schleim ausgeschieden, der die Vorläuferspitze überzieht. Später bildet sich an den älteren Vorläuferspitzen in reichem Mafse Gerbstoff aus.

Schon so lange die Vorläuferspitze sich noch innerhalb der umhüllenden Scheiden befindet, wird durch die Spaltöffnungen tropfenförmiges Wasser in ziemlicher Menge ausgeschieden. Bereits Gärtner[1]) beobachtete diese Guttation bei Canna indica, Canna latifolia, Canna angustifolia und bemerkte, dafs sie am stärksten während des Wachstums der Blätter stattfinde. Sobald das Blatt sich zu entrollen beginnt, stirbt die Vorläuferspitze ab. Bezüglich ihrer Funktion schliefst sie sich so eng an die der Musaceen an, dafs ich nicht weiter darauf einzugehen brauche.



Fig. 22. Vorläuferspitze von Canna indica. 47fach vergröfsert.



Marantaceen.

Bei Maranta arundinacea stellt die Vorläuferspitze gewöhnlich einen bis 1 cm langen dünnen, cylindrischen Fortsatz des zusammengerollten Blattes dar, welcher dem entwickelten Blatte als braune vertrocknete Spitze anhängt. Schon am jüngsten Blatte ist sie mit Schleimpapillen bedeckt und ragt ähnlich, wie wir es bei Richardia gesehen haben, über die später sie umhüllenden Scheiden des nächstälteren Blattes in die Scheide des übernächsten Blattes hinein. Wenn das ganze Blatt ca. 1 cm lang geworden ist, beginnt sich die Vorläuferspitze etwas zu bräunen, die Schleimpapillen entleeren durch Platzen der Cuticula ihren Inhalt und zwar von oben nach unten fortschreitend und fallen zusammen. An einem ungefähr $^1/_2$ m langen Blatte besitzt nur noch das untere Drittel der Vorläuferspitze ungeplatzte Schleimpapillen. Legt man eine solche Vorläuferspitze in Eisenchlorid, so zeigt sich, dafs der obere Teil, welcher seinen Schleim bereits entleert hat, vollkommen schwarz wird, während die unteren Partien eine schwach bläuliche Färbung annehmen.

---

1) Flora XXV.

Es scheinen bestimmte Beziehungen zwischen der Schleimbildung und Gerbstoffausscheidung zu bestehen. Der Schleim legt sich dicht um die Vorläuferspitze und ist teilweise in Wasser nur wenig quellbar. Die Gefäfsbündel des Blattes vereinigen sich in der Vorläuferspitze und bilden an ihren Endigungen Tracheiden aus. Später treten am basalen Teile der Vorläuferspitze einige Spaltöffnungen auf, welche Wasser ausscheiden. Doch erst wenn die Vorläuferspitze ins Freie getreten ist und das Blatt sich zu entrollen beginnt, erreicht die Guttation ihren Höhepunkt. Die Aufrollung des Blattes beginnt am oberen Ende ähnlich wie wir es bei Anthurium gesehen haben. Neben der hier geringen Bedeutung als Abschlufskörper haben wir die Einleitung der Transpiration als Hauptfunktion der Vorläuferspitze zu betrachten.

Bei Oenanthe setosa finden wir bezüglich des Baues und der Funktion die gleichen Verhältnisse wie bei Maranta. Nur ist hier die Wasserausscheidung innerhalb der umhüllenden Scheide eine viel stärkere, so dafs oftmals das ganze junge Blatt in einer Wasserhülle steckt, bevor es an die Atmosphäre getreten ist.

Zingiberaceen.

Die Vorläuferspitzen der Zingiberaceen sind durch die Ausbildung von Haaren charakterisiert, stehen aber sonst denen der Musaceen und Aroideen in ihrem Bau ziemlich nahe. Auch sie stellen die Verlängerung des zusammengerollten Blattes dar und haben die gleichen Aufgaben bei der Entwicklung des Blattes zu vollführen.

Fig. 23. Maranta arundinacea. Vorläuferspitze eines jungen Blattes mit Schleimpapillen. Am oberen Teil sind die Schleimpapillen geplatzt, am basalen besitzen sie noch Inhalt. 47f. vergr.

Bei Hedychium coronarium ist die Vorläuferspitze am ausgewachsenen Blatt ca. 3—4 cm lang, etwas gedreht und stark behaart. Sie ist als solche durch ihr frühes Auftreten am jüngsten Blatte charakterisiert, wächst rasch heran und bildet aus ihren Epidermiszellen eine grofse Anzahl von Haaren und Spaltöffnungen. Die jüngeren Blätter werden von

den Scheiden der nächstälteren umhüllt. Der Scheidenabschlufs wird durch eine zusammengedrehte Ligula gebildet, welche die junge Blattknospe nach aufsen hin sehr wirksam zu schützen vermag. Beim Heraustreten des jüngeren Blattes aus dem älteren rollt sich die Ligula etwas auf und bildet eine offene Röhre, durch welche sich die Vorläuferspitze ins Freie schiebt. Ihre Haare spreitzen dabei nach oben etwas auseinander und schliefsen die Scheidenröhre vor Eindringen von Wasser etc. nach aufsen hin ab. Zugleich treten die Spaltöffnungen in Tätigkeit und scheiden, solange das Hauptwachstum des Blattes stattfindet, Wasser in Tropfenform ab.



Fig. 24. Hedychium coronarium. Herausdringen der Vorläuferspitze aus der Ligula des nächstälteren Blattes. 2f. vergr.

Die Gefäfsbündel des Blattes vereinigen sich in der Vorläuferspitze und führen dort bis zur Spitze. Der Gefäfsteil ist kräftig entwickelt, der Siebteil jedoch nur wenig. Aufserdem lagern sich Tracheiden an die Gefäfsendigungen an. Sie werden von einem nur wenigreihigen Gewebe umgeben, das durch grofse Intercellularen ausgezeichnet ist. Die Spaltöffnungen sind zahlreich etwas über die Epidermis emporgehoben und besitzen wohlfunktionierende Schliefszellen. Ihre grofse Atemhöhle steht deutlich mit den Gefäfsen und Tracheiden in Verbindung. Die Haare sind einzellig und besetzen die ziemlich dicke Wandung. Irgend eine Sekretion konnte an ihnen nicht beobachtet werden.

Wir finden also auch hier die gleichen Funktionen von der Vorläuferspitze ausgeführt, wie wir sie bei der grofsen Mehrzahl der Monokotylen vorgefunden haben. Nur tritt hier an Stelle des Schleims die Haarbildung auf, welche in ganz ähnlicher Weise das Eindringen von Wasser, Tierchen etc. ins Innere der Blattscheiden zu verhindern vermag.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich bei Hedychium carneum und Curucuma longa. Auch bei diesen Pflanzen liefs sich Guttation in feuchter Atmosphäre deutlich beobachten. Bei Costus spectuosus ist die Vorläuferspitze weniger entwickelt. Hier rollt sich das Blatt, sobald es die umhüllenden Scheiden verlassen hat, ähnlich wie bei Anthurium und Maranta zuerst an der Spitze löffelförmig auf.

Die Vorläuferspitze besteht nur in einem wenige Millimeter langem, dichtbehaarten Spitzchen, das durch seine frühzeitige Entwicklung als solche charakterisiert ist. Ähnlich dem Blatte besitzt es unter der Epidermis ein Hypoderm, das aber weniger stark entwickelt ist, darunter ein Assimilationsgewebe. Die Gefäfsbündel reichen fast bis zum oberen Ende der Vorläuferspitze, wo eine oder einige Wasserspalten mit grofser Spalte liegen. Der Knospenschutz wird hier hauptsächlich von dem dichten Haarfilz der Vorläuferspitze und

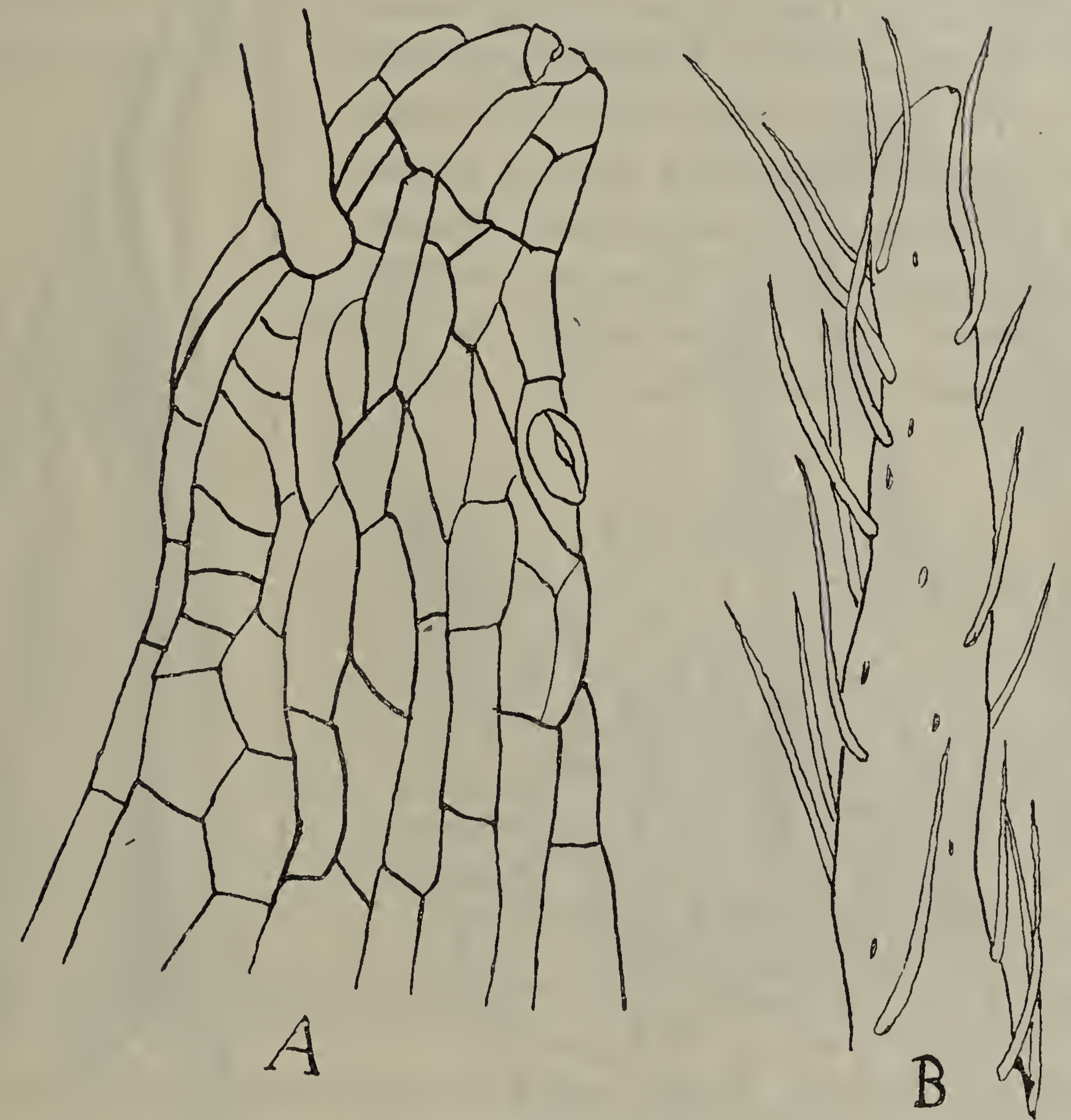


Fig. 25. Hedychium coronarium.
A Ende der Vorläuferspitze. 260fach vergröfsert.
B Ganze Vorläuferspitze. 47fach vergröfsert.

der daran anschliefsenden Blattpartien gebildet, die frühzeitig entwickelten Wasserspalten dienen der Einleitung der Transpiration.

Bei Thalia dealbata stellt die Vorläuferspitze das 2—5 mm lange nur wenig gegen das übrige Blatt zu abgesetzte Ende der zusammengerollten Lamina dar. Es ist nicht cylindrisch sondern etwas verbreitert, durch Heraufbiegen der Ränder rinnenförmig gestaltet. Im Gegensatz zu den bereits beschriebenen Vorläuferspitzen der Zingiberaceen fehlen ihr wie auch dem Blatte die Haare. Die Gefäfsbündel verlaufen aus

dem Blatte in die Vorläuferspitze und verbreitern sich dort durch Anlagerung von Tracheiden. Ehe am übrigen Blatt Spaltöffnungen entwickelt werden, treten an ihr eine grofse Anzahl von Wasserspalten mit oft kreisförmiger Spalte in allen Übergängen zu gewöhnlichen Spaltöffnungen auf. Die Wasserausscheidung beginnt schon innerhalb der Scheiden des nächstälteren Blattes und steigert sich nach dem Heraustreten an die Atmosphäre. Nach dem Aufrollen der Lamina hört sie gewöhnlich auf. Später stirbt die Vorläuferspitze ab. Durch das Verwachsen ihrer Ränder und eine fast korkzieherartige Drehung dient sie aufserdem zur Fixierung des eingerollten Blattes, wenn auch in geringerem Mafse wie bei der Musa, während ihre Hauptfunktion in der Wasserausscheidung zu suchen ist.

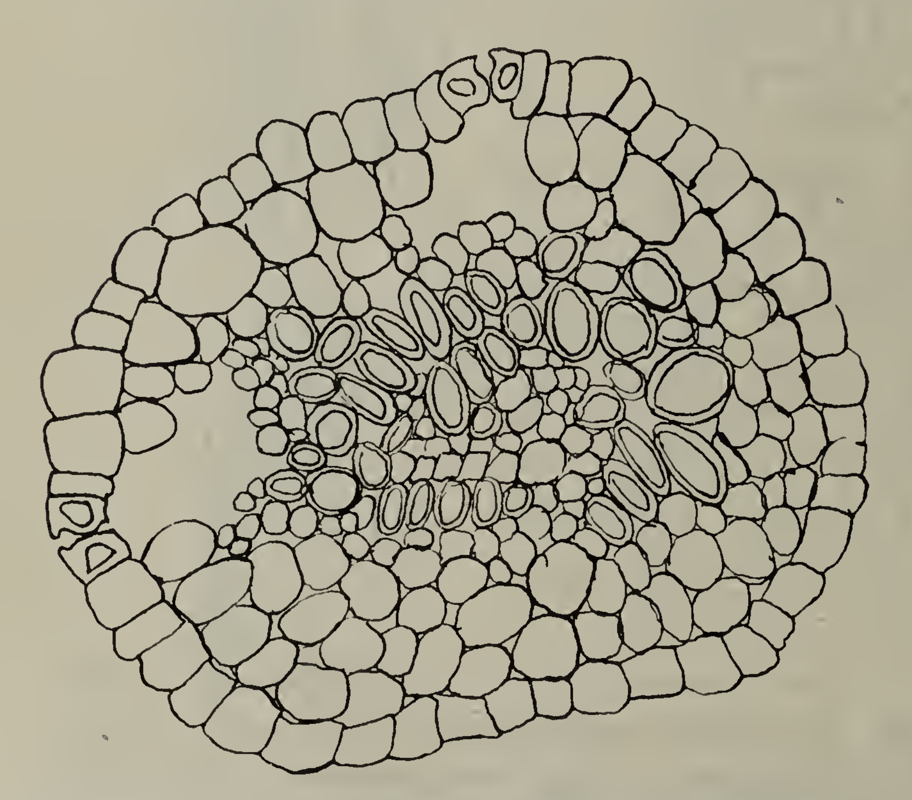


Fig. 26. Hedychium coronarium. Querschnitt durch eine Vorläuferspitze. Die Atemhöhle der Wasserspalten führt bis zu den Gefäfsen.

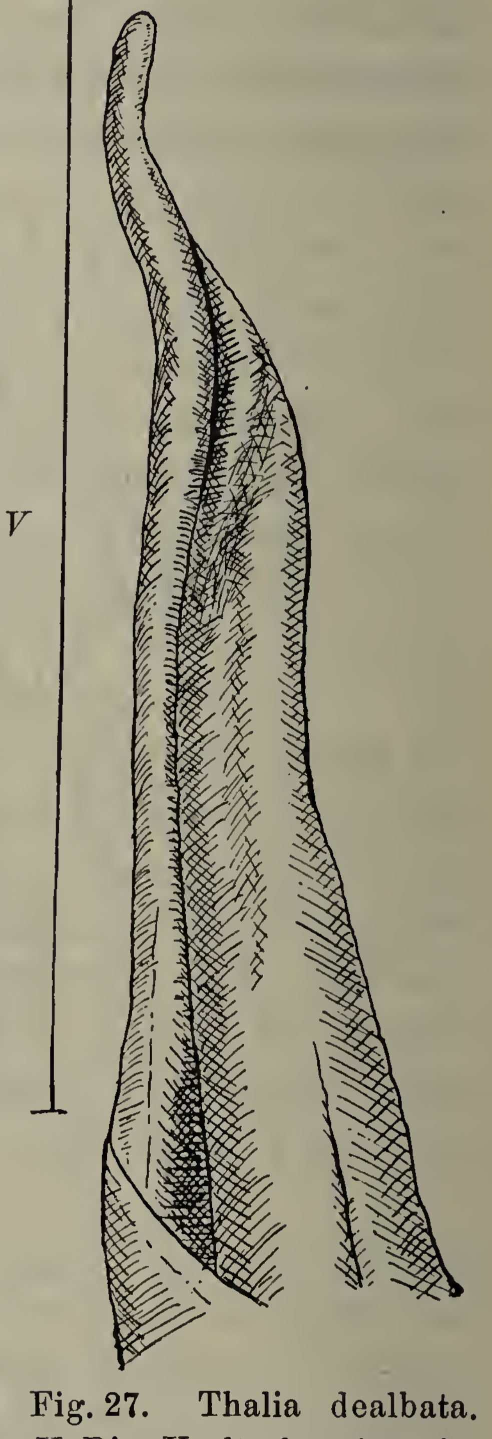


Fig. 27. Thalia dealbata. V Die Vorläuferspitze ist rinnenförmig und etwas gedreht. 47fach vergröfsert.

Orchidaceen.

Bei den Orchidaceen kommen Vorläuferspitzen nur selten vor. Deutlich ausgeprägt konnte ich sie bei dem mir zu Gebote stehenden Material nur bei der rasch wachsenden und ziemliche Höhe erreichenden Thunia Marshalliana und unter unseren einheimischen Pflanzen bei Listera ovata auffinden. Bei Thunia Marshalliana stellt sie ein wenige

Millimeter langes, farbloses Spitzchen dar, welches durch Verwachsung der Ränder der Blattspitze entstanden ist. Es endigen in ihr die Gefäfsbündel des Blattes unter Anlagerung von Tracheiden. Oberhalb der Gefäfsendigungen liegen Wasserspalten, welche etwas über die Epidermis emporgewölbt sind und mit den Gefäfsen durch grofse Intercellularen in Verbindung stehen. Die Sekretion beginnt schon ziemlich früh, wenn das Blatt noch keine funktionsfähigen Spaltöffnungen besitzt. Eine mechanische Bedeutung als Abschlufskörper konnte ich an ihr nicht wahrnehmen, so dafs sie hauptsächlich als wasserausscheidendes Organ zu betrachten wäre. Bei Listera ovata

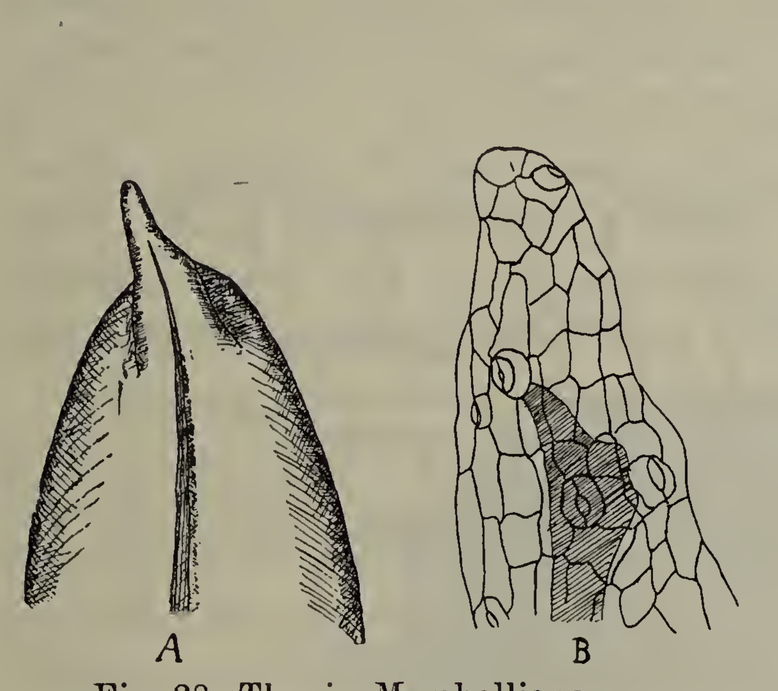


Fig. 28. Thunia Marshalliana.
A Vorläuferspitze der Rückenseite des Blattes aufsitzend. 47fach vergröfsert.
B Das Ende derselben mit Wasserspalten, zu welchen die Gefäfsendungen führen. 260fach vergröfsert.

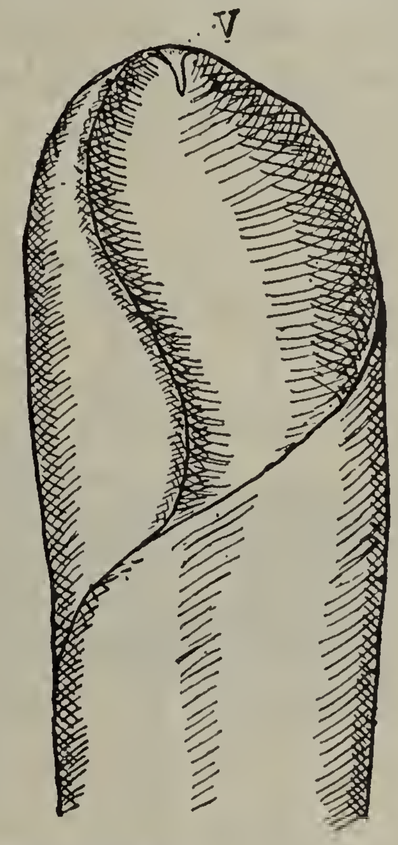


Fig. 29. Listera ovata. Sich entrollendes Blatt mit der nach einwärts gebogenen Vorläuferspitze. 5fach vergröfsert.

ist die Vorläuferspitze ein ca. 1 mm langes, dem eiförmigen Blatte aufgesetztes Spitzchen mit wenig oder gar keinem Chlorophyllgehalt. An jungen halbzusammengerollten Blättern ist sie rechtwinklig zur Lamina nach innen gebogen, an älteren Blättern ist sie meist braun, vertrocknet oder bereits abgefallen. In ihrem Innern vereinigen sich die Gefäfsbündel des Blattes zu einem gemeinsamen Strang und endigen im oberen Teile. Sie sind ringsum von einer grofsen Anzahl von Tracheiden begleitet, welche durch engliegende Spiralbänder ausgezeichnet sind. Einzelne von ihnen führen bis dicht unter die Epidermiszellen des oberen Endes, ähnlich wie es v. Minden[1]) bei der Blatt-

1) M. v. Minden, Beiträge zur anatom. u. physiol. Kenntnis Wasser perennierender Organe. Bibliotheca Botanica Heft 46, 1899.

spitze von Aponogeton distachys vor der Bildung der Apicalöffnung beschrieben und abgebildet hat. Doch kommt es bei Listera meistens nicht zur Entstehung einer solchen, sondern das Ende bleibt bis zum Absterben der Vorläuferspitze intakt. In einigen Fällen konnte ich jedoch auch ein Zerreifsen der Epidermiszellen beobachten, wodurch die Tracheidenendigungen direkt an die Oberfläche traten. Die seitlichen Tracheiden münden in der Nähe von Spaltöffnungen, welche zum Teil durch die grofse Öffnungsweite, durch geringe Beweglichkeit und Verschlufsfähigkeit als Wasserspalten dokumentiert werden. Auf dem Querschnitt zeigt sich, dafs sie eine grofse Atemhöhle besitzen, in welche direkt die Tracheiden endigen. Unterhalb der ziemlich dickwandigen Epidermis lagert gewöhnlich nur eine Zellreihe, worauf die Gefäfsbündel und ihre Tracheiden folgen.

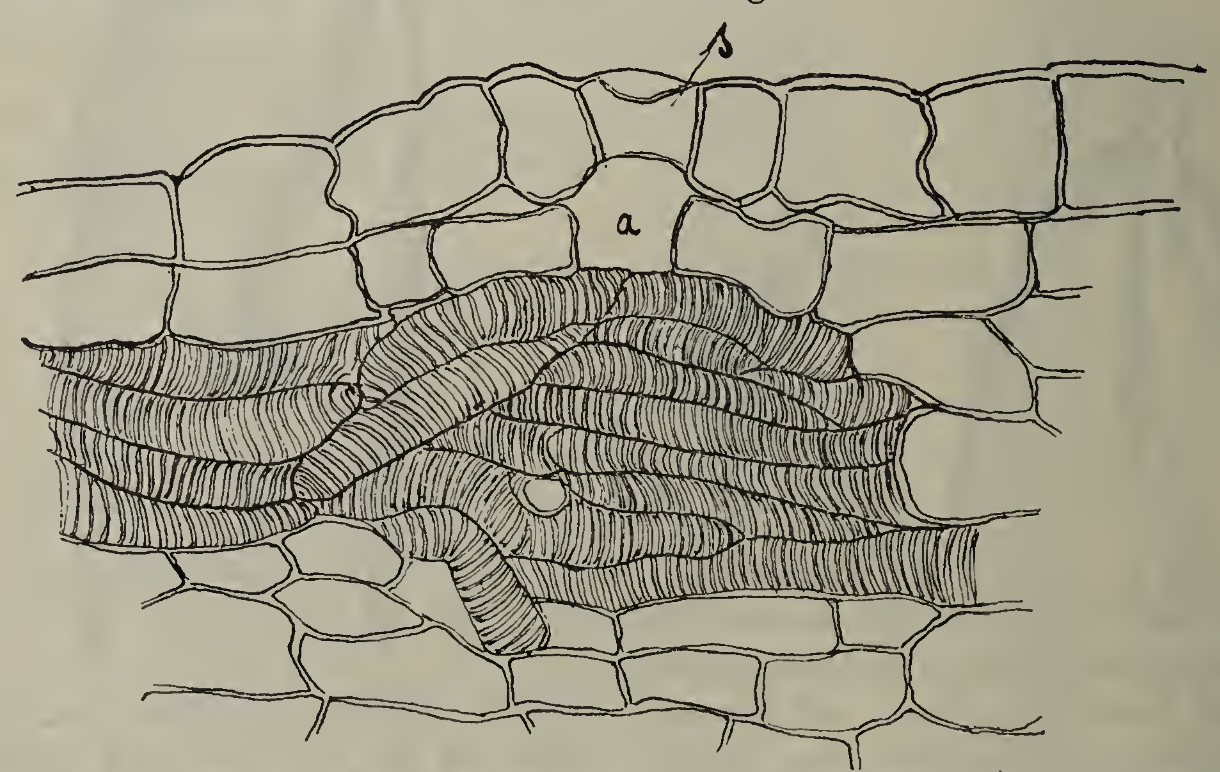


Fig. 30. Listera ovata. Längsschnitt durch die Vorläuferspitze. *s* Wasserspalte längsgetroffen; *a* Atemhöhle, welche sich direkt an die Gefäfse anlegt. 260fach vergr.

An ganz jungen Vorläuferspitzen treten mehrzellige einreihige Haare auf, gleich denen, die später auf der Lamina ausgebildet werden, die jedoch sehr bald absterben. Die Wasserspalten werden an älteren Blättern durch Einlagerung von braunen, harzigen Massen verstopft und aufser Tätigkeit gesetzt.

Die Funktion der Vorläuferspitzen von Listera ovata ist also auch in der Einleitung der Transpiration und Atmung sowie in der frühzeitigen Ablagerung von Sekretstoffen wie bei Thunia zu suchen. Guttation beobachtete ich weder an älteren noch auch jüngeren Vorläuferspitzen. Sie tritt wahrscheinlich ein, so lange die zusammengerollten Blätter noch von den Scheidenblättern umhüllt sind und unter der Erde sich befinden, so dafs sie sich der Beobachtung entzieht.

Bei den Bromeliaceen konnte ich nirgends eine charakteristische Vorläuferspitze auffinden. Doch findet eine frühzeitige Ausbildung der Blattspitze statt, indem sich dort Spaltöffnungen sowie die wasseraufnehmenden Haare entwickeln, während das übrige Blatt noch längere Zeit wachstumsfähig und ohne Spaltöffnungen verbleibt. Bei der rascher wachsenden Pitcairnia corallina tritt auch ein späteres Vertrocknen und Absterben der Blattspitze ein. Auch scheint frühzeitig Guttation innerhalb der Knospe stattzufinden, da die jungen Blattanlagen beim Herauspräparieren gewöhnlich vollständig nafs erscheinen.

Unter den Commelinaceen zeigt Dichorisandra thyrsiflora eine zu einem kleinen Höcker zusammengezogene Blattspitze, welche etwas in der Entwicklung dem übrigen Blatte vorausläuft, früh einige Wasserspalten ausbildet, welche schon, so lange das Blatt noch sich in der Knospe befindet, Wasser sezernieren. Später werden die Wasserspalten durch bräunlich-harzige Massen verstopft. Ähnliche Wassersekretion findet sich nach den Angaben von M. v. Minden[1]) bei Tradescantia-Arten.

Bei den Glumifloren übernimmt die früh entwickelte Blattspitze die Funktionen des Knospenschutzes und der Einleitung der Transpiration, ohne dafs es für gewöhnlich zur Ausbildung einer besonderen Vorläuferspitze käme. Eine Andeutung dazu finden wir bei Cyperus Papyrus. Hier ist das Blattende an jungen, noch zusammengefalteten Blättern als farblose Spitzchen ausgebildet mit wasserausscheidenden Spaltöffnungen, in welche die Gefäfse münden. Aufserdem treten hier bereits Gerbstoffschläuche in einem Stadium auf, in welchem sie der Lamina noch fehlen. Die den Blattrand begleitenden kurzen, zahnartigen Haare verlängern sich an der Vorläuferspitze des nächstjüngeren Blattes. Die Wasserausscheidung ist eine ziemlich beträchtliche, so dafs die Blattknospen oft vollständig nafs erscheinen. Auch sonst ist ja bekanntlich Guttation an den Blattspitzen der Gräser eine fast gewöhnliche Erscheinung. Beim Bambus[2]) soll sie so stark sein, dafs der Boden in der Umgebung durchnäfst werde. Hier ist auch an jungen Knospen das Blatt mit einem konischen vorläuferspitzenähnlichen Fortsatz versehen, der die Wasserspalten trägt und an den Gefäfsendigungen Tracheiden ausgebildet enthält.

Bei Zea Mays ist die Blattspitze an jungen Keimpflanzen als rotgefärbtes, wasserausscheidendes Organ ausgebildet, das an älteren Blättern fehlt.

---

1) pag. 70.

2) F. Cohn, Über Tabaschir. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 1887.

An den Blättern der Palmen konnte ich keine Ausbildung von Vorläuferspitzen beobachten. An der Spitze der Blätter sitzt z. B. bei Rhapis humilis ein sich früh entwickelnder Kranz von Spaltöffnungen, von denen einige durch den Gerbstoffgehalt ihrer Nachbarzellen, grofse Öffnungsweite unterschieden sind und Wasserspalten nicht unähnlich sind. Sie haben als Einleitung der Transpiration des jungen Blattes zu dienen, Guttation konnte ich jedoch nicht bemerken.

Bei den Irideen sind typische Vorläuferspitzen wenig entwickelt oder fehlen ganz. Die Blattspitze eilt der Lamina in der Entwicklung voraus, bildet Spaltöffnungen aus, zu welchen Tracheiden führen. An älteren Blättern stirbt diese wassersezernierende Spitze vorzeitig ab, analog den typischen Vorläuferspitzen. Die sezernierende Tätigkeit der Blattspitzen verschiedener Helobier, sowie verschiedener dikotyler Sumpf- und Wasserpflanzen und zum Teil auch ihre frühzeitige Entwicklung ist bereits von mehreren Forschern beobachtet und eingehend behandelt worden. Borodin[1]) hat zuerst bei Callitriche-Arten und Hippuris auf die frühzeitige Ausbildung von Spaltöffnungen an den Blattspitzen und ihr baldiges Resorbiertwerden hingewiesen und für Ceratophyllum und Myriophyllum ganz typische Vorläuferspitzen, wenn auch nicht unter diesem Namen beschrieben. Raciborski[2]) hat auf eine ähnliche diesbezügliche Arbeit von C. Sauvageau[3]) hingewiesen und die Ansicht ausgesprochen, es möchte sich bei dem späteren Abwerfen der Blattspitzen von Zostera Phyllospadix Halodule und Potamogeton um Vorläuferspitzen handeln, ähnlich derer der Lianen. Askenasy[4]), Volkens[5]), Gardiner[6]), Strasburger[7]), Unger[8]), Wieler[9]), Max v. Minden[10]) machten weitere Untersuchungen über die Guttation von Wasserpflanzen,

---

1) Botanische Zeitung Jahrg. 28, 1870, pag. 842.

2) pag. 20.

3) C. Sauvageau, Sur les feuilles de quelques monocotyledones aquatiques (Annales des sciences naturelles VII, XIII, 1891).

4) Botanische Zeitung, Jahrg. 28, 1870, pag. 235.

5) Jahrbuch des Kgl. botan. Gartens, Berlin 1883.

6) Walter Gardiner, On the physiological significanc of waterglands and nectaries; in Proceedings of the Cambridge phisophicae society, Vol. V, 1884.

7) E. Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

8) Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Sitzungsber. der mathemat.-naturwiss. Klasse der Akad. d. Wissensch. XLIV. Bd., II. Abt. 1861.

9) Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen 1893, Bd. 6.

10) Bibliotheca botanica 1899.

namentlich der Monokotylen. Dafs es sich dabei um Vorläuferspitzen handelt, an welchen die Sekretion stattfindet, geht zum Teil aus den Beschreibungen dieser Forscher, zum Teil aus eigenen Untersuchungen deutlich hervor.

Als Beispiel für die Entwicklung der Vorläuferspitzen der Helobier kann Sagittaria Montevidensis gewählt werden und zwar die Landform, welche sich ganz ähnlich wie die Wasserform von Litorella lacustris verhält. Schon an ganz jungen, von der Scheide des nächstälteren Blattes umhüllten Blättern ist das obere kegelförmige Ende, in welches die Gefäfsbündel münden, durch den roten Zellsaft seiner Gewebe deutlich unterschieden. Es ist dies die als Vorläuferspitze den übrigen Teilen in der Entwicklung vorauseilende Blattpartie. An der Basis derselben treten schon sehr bald ringsum Wasserspalten auf, welche noch innerhalb der umhüllenden Blattscheide mit der Sekretion von Wasser beginnen. Später durchbricht die Vorläuferspitze die Scheide und vermag so wie ein Propf die nach unten noch umhüllten zarten Blattgewebe zu schützen. In die obere Kuppe der Vorläuferspitze ragen die Gefäfsendigungen hinein und sind von einer grofsen Anzahl von Tracheiden umgeben, die sich bis zu den Epidermiszellen erstrecken. Sobald das Blatt sich zu entfalten beginnt, tritt ein Absterben der Zellen, welche die Kuppe der Vorläuferspitze bedecken, ein und es entsteht eine grofse, schon mit freiem Auge deutlich bemerkbare Apicalöffnung, in welche die Tracheiden und Gefäfsendigungen frei hineinragen. Diese Apicalöffnung dient nun eine Zeitlang als Wasserausscheidungsorgan. Später wird sie von bräunlichen Massen erfüllt und die Vorläuferspitze stirbt von oben her allmählich ab.

v. Minden betrachtet die Ursache zur Bildung dieser Apicalöffnungen darin, dafs hier Sekretstoffe abgestofsen werden und sieht in den Massen, welche die Apicalöffnungen und Tracheiden an älteren Blättern erfüllen, Exkrete. Dafs die Vorläuferspitzen zur Ablagerung von Sekreten dienen, haben wir ja bei sehr vielen Vorläuferspitzen gesehen. Trotzdem glaube ich, dafs es sich hier weniger um unnütze Ausscheidungsprodukte handle, sondern um harzige, schleimige Massen, welche die Gefäfse nach unten hin vor dem Eindringen von Pilzen, Bakterien, Tierchen etc. verstopfen und abschliefsen. Dieses Verstopfen der Wasserspalten an älteren Vorläuferspitzen tritt ja ganz allgemein ein. Bestätigt wird diese Ansicht durch eine gröfsere Anzahl von Versuchen in die Apicalöffnung von Littorella und Sagittaria Karminemulsion unter Luftdruck einzupressen. In keinem Falle ver-

mochte ich Farbstoffpartikelchen in den Gefäfsen nachzuweisen. Sie lagerten sich alle um die harzigen Massen aufsen an. Andererseits lassen aber dieselben reines Wasser durchdiffundieren, was durch die Guttation bewiesen wird.

Dafs sich aufser den Wasserspalten noch eine Apicalöffnung bildet, welche an der Guttation teilnimmt, rührt wohl daher, dafs die Wasserspalten in der Periode des stärksten Wachsens der Blätter die Ausscheidung allein schwer zu besorgen vermögen. Das in die Gefäfsendigungen geprefste Wasser übt nun auf die bereits funktionslos gewordenen Vorläuferspitzen einen Druck aus und sucht sich einen Weg zwischen den abgestorbenen Zellen.

Bohrspitzen.

Bei einer Anzahl von Monokotylen treffen wir die Spitze der Blätter als Organe ausgebildet, welche die Aufgabe haben, beim Durchbrechen der jungen Pflanze durch den Erdboden als Bohrspitzen zu dienen. Goebel[1]) beschreibt sie folgenderweise: „Die Blätter von Hermodactylus tuberosus durchbrechen die Erde gerade, nicht gekrümmt; sie haben nämlich wie andere derartige Blätter eine Bohrspitze, welche zum Durchbruch durch die Erde besonders geeignet ist. Das ganze Blatt hat die Gestalt eines vierkantigen Dolches, dessen Bohrspitze durch ihre weifsliche Färbung sich abhebt.“ Diese Bohrspitzen treten hauptsächlich an vielen unserer einheimischen frühblütigen Pflanzen, wie Scilla bifolia, Gagea lutea, Muscari comosum, Arum maculatum, Crocus etc. auf. Sie sind immer durch ihre gelblichweifse Farbe, ihre frühe Entwicklung und stärkere mechanische Ausbildung charakterisiert und stellen meist das kuppenförmige, seltener zugespitzte wie bei Hermodactylus, oder kopfartig erweiterte Blattende wie bei einigen Crocus-Arten dar. Manchmal tragen sie an ihrer Spitze eine oder einige Spaltöffnungen, welche mit den Gefäfsendigungen in deutlicher Verbindung stehen und so der Einleitung der Transpiration ähnlich wie die Vorläuferspitzen gleichzeitig dienen. Macht man z. B. einen Längsschnitt durch das Blatt von Scilla bifolia, so zeigt sich, dafs die Epidermiszellen der Bohrspitze nicht nur nach aufsen zu, sondern auch nach innen hin stark verdickt sind und so gegen Druck besser geschützt sind als die Epidermiszellen des übrigen Blattes, bei denen die nach innen zu gelegene Verdickung gewöhnlich viel schwächer ausgebildet ist oder fehlt. Vor allem aber sind sie

1) Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biolog. Centralblatt XXIV. Bd. pag. 784.

kleiner, isodiametral, während die Epidermiszellen des Blattes sehr in die Länge gestreckt sind. Bei Gagea lutea ist das Blattende in eine kapuzenförmige Spitze ausgezogen, welche einerseits die junge Pflanze überdeckt und andererseits beim Durchbrechen des Erdbodens als Bohrspitze dient. Auch hier sind die Epidermiszellen im Gegensatz zu denen des Blattes mehr isodiametral und nach innen zu oft stärker verdickt. Das darunterliegende Gewebe besteht aus ziemlich gleich-

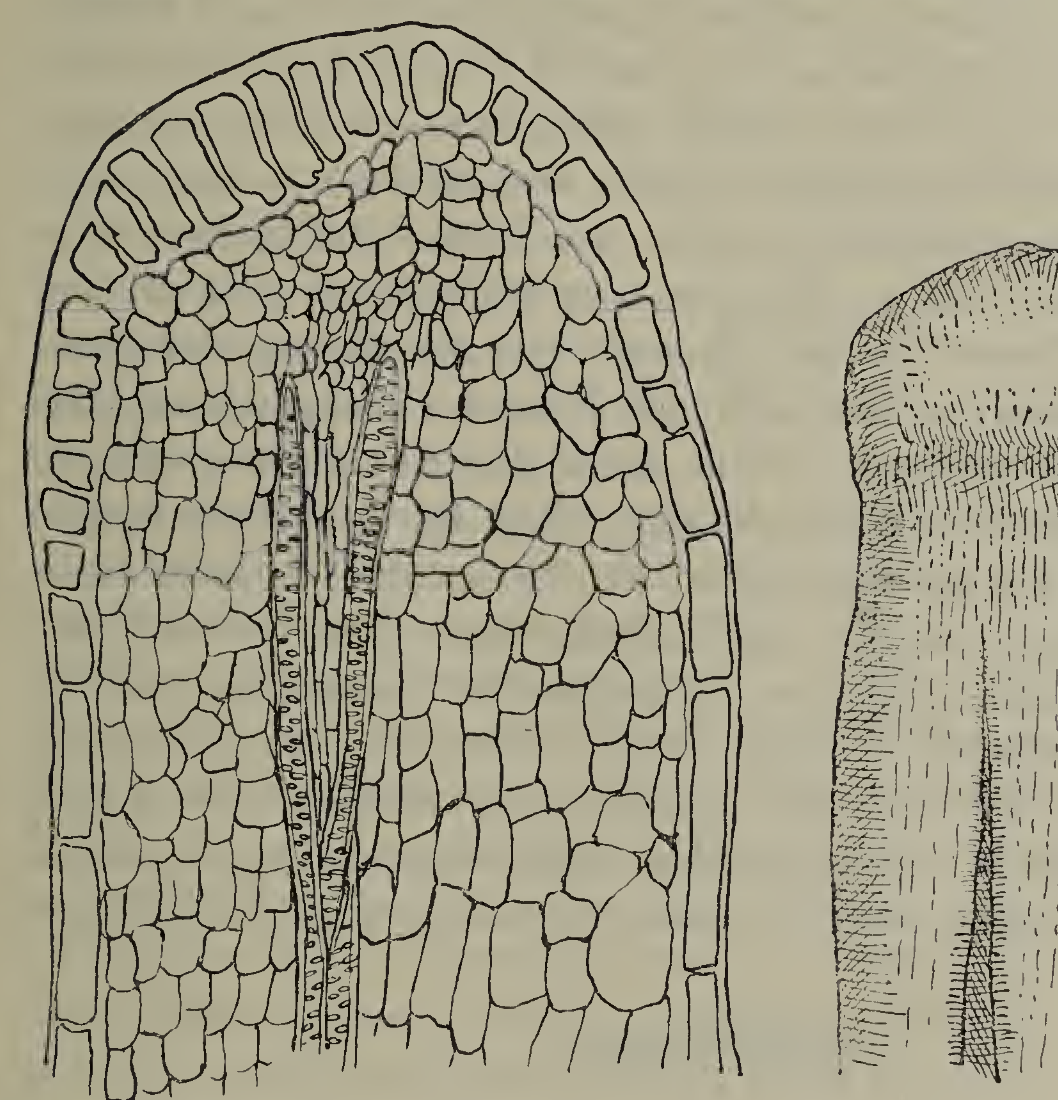


Fig. 31. Crocus biflorus. Längsschnitt durch die Bohrspitze. Ihre Epidermiszellen unterscheiden sich von denen des Blattes durch ihre Höhe und die stärkere Verdickung ihrer Wände. 130fach vergröfsert.

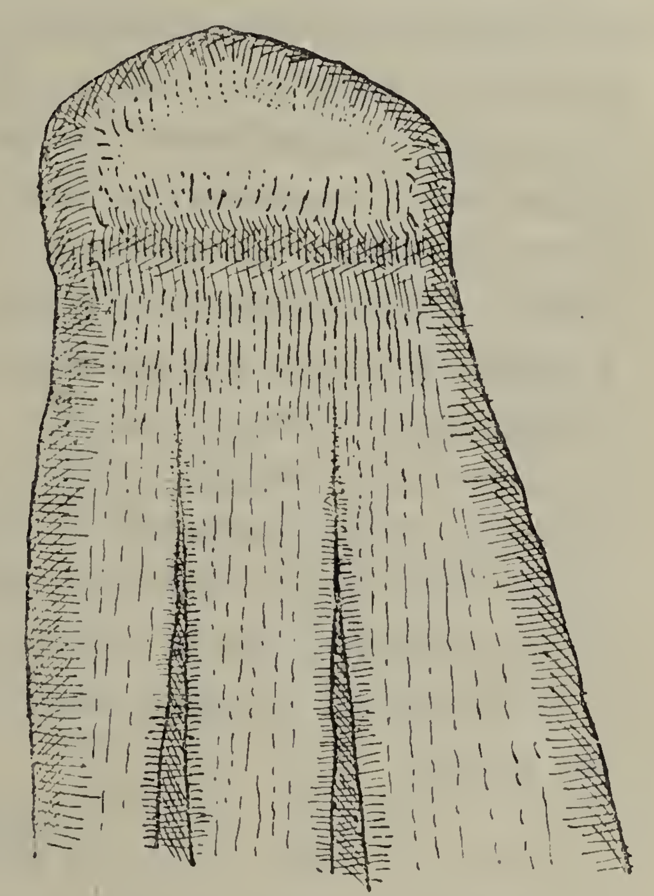


Fig. 32. Crocus biflorus. Blattende mit Bohrspitze von rückwärts gesehen. 47fach vergröfsert.

mäfsigen Zellen mit gering ausgebildeten Intercellularen, in welchem die Gefäfsbündel des Blattes sich vereinen. Über den Gefäfsendigungen liegen etwas längliche Zellen in strahlenförmiger Anordnung, die zu einem Kranz von Spaltöffnungen führen, welche die Kuppe umgeben. Von diesen sind einige durch den Gerbstoffgehalt ihrer Nachbarzellen, die gröfsere Öffnungsweite der Spalte unterschieden und wasserspaltenähnlich gebaut. Sie werden schon sehr bald angelegt und dienen dem jungen Blatte zur Einleitung der Transpiration.

Bei Crocus biflorus verbreitert sich die Bohrspitze nach beiden Seiten hin und ist durch besondere Ausbildung der Epidermiszellen charakterisiert. Während auch hier wie bei den meisten Monokotylen die Epidermis aus niedrigen, langgestreckten, schmalen Zellen besteht, sind die Epidermiszellen der Bohrspitze teils isodiametral, teils höher als lang und vermögen so den Druck der durchzubrechenden Scholle wie eine durch viele Pfeiler gestützte Kuppe leichter zu ertragen. Das unter ihnen gelegene Gewebe, in welchem die letzten Gefäfsendigungen des Blattes verlaufen, ist ziemlich dicht gebaut, mit etwas stärkeren Wänden als sie das übrige Blattgewebe besitzt. Bei den später sich entwickelnden Blättern, welche erst ins Freie treten, wenn der Erdboden schon durchbrochen ist, sind diese Bohrspitzen nicht mehr oder doch nur sehr wenig entwickelt und hätten auch keinen besonderen Nutzen mehr für die Pflanze. Für die Bildung der Bohrspitzen von Hermodactylus tuberosus hat Goebel nachgewiesen, dafs sie bei Kulturen an Blättern, welche unter Lichtabschlufs erwachsen waren, länger wurden als bei anderen, dafs sie also keine direkte Anpassung an das Durchbrechen durch den Boden sind, sondern durch Lichtmangel bedingt werden. Als Vorläuferspitzen können die Bohrspitzen ebenso wie die gleich zu besprechenden Blattdornen nur im weitesten Sinne betrachtet werden. Zwar treten sie ebenso wie jene schon frühzeitig in Funktion und sterben auch oftmals schon früher als das übrige Blatt ab, doch fehlt bei ihnen eine schärfere, zeitliche und räumliche Grenze zwischen ihrer Streckungsperiode und der des Blattes.

Dornenbildung.

Bei einer Anzahl von Monokotylenblättern ist die Blattspitze verdornt. Untersucht man die Entwicklung der Blätter von Agave chiapensis, so zeigt sich, dafs schon an ganz jungen, kaum 1 cm grofsen Blättern die Spitze gelbbraun erscheint. Diese Verdornung tritt von der Spitze her ein und rückt nach unten nach der Lamina zu vor. An zur Hälfte ausgewachsenen Blättern ist der Enddorn gewöhnlich bereits vollständig ausgebildet und glänzend schwarzbraun gefärbt. Er besteht fast ausschliefslich aus sehr stark verholzten Sklerenchymfasersträngen, welche die Gefäfsbündel ringsum umgeben. Auch die Epidermis zeigt gleich starke Verholzung. Die Sklerenchymfasern begleiten die Gefäfsbündel des Blattes auf ihrer Unterseite und münden in die Blattspitze, wo sie sich ringsum gleichmäfsig anlagern. Spaltöffnungen fehlen dem Blattdorn von Anfang an.

Diese Enddornen der Blätter von Agave können als extremer Fall der Vorläuferspitzenbildung angesehen werden. Sie treten sehr früh auf, sind schon durch ihre Färbung an ganz jungen Blättern deutlich charakterisiert und vollenden ihre Entwicklung vor der des Blattes. Während die Vorläuferspitzen der meisten anderen Monokotylen als Wasserausscheidungsapparate angesehen werden können, stellen die Dornen in mancher Beziehung ein Mittel gegen Wasserverlust dar. Die Blatt- und mit ihnen die Gefäfsbündelendigungen sind der Insolation am frühesten und stärksten ausgesetzt und bedürfen eines besonders starken Schutzes gegen Vertrocknung. Dieser wird ihnen durch die starke Verholzung, die Korkeinlagerung in die Zellen der äufseren Partie, die starke Verdickung der Epidermiszellen, den Mangel an Spaltöffnungen im gröfsten Mafse verliehen. Ob die Dornenbildung durch trockenes Klima hervorgerufen wird und in feuchter Atmosphäre unterbleibt, wie Lothelier[1]) und Wollny[2]) für Ulex nachzuweisen suchten, ist von Goebel[3]) auf Grund seiner Untersuchungen angezweifelt worden und bedarf noch der Nachprüfung. Doch nimmt Goebel an, dafs trockenes Klima und starke Besonnung die Dornenbildung begünstigt, ohne deswegen der einzige Faktor dafür zu sein. An jungen aus Samen gezogenen Pflänzchen von Agave zeigte sich, dafs weder das Keimblatt noch die darauffolgenden ersten Blätter Dornen ausbilden. An ihrer Stelle ist eine kleine chlorophyllfreie Zellkuppe ausgebildet, welche keine weitere Gliederung oder Ausbildung von Spaltöffnungen zeigt. Die Hauptbedeutung der Dornen ist mit Goebel und anderen in dem Schutz zu sehen, welchen sie der Pflanze gegen Tierfrafs verleihen. Während das ganze Blattgewebe noch zart und sehr fleischig-saftig erscheint, haben die Dornen bereits eine solche Härte und Widerstandskraft erlangt, dafs es für ein gröfseres Tier ganz unmöglich wird, das Blatt abzufressen. Aufserdem sind die Blätter gegen seitliches Benagen durch seitliche, den Blatträndern entlang laufende kleinere Dornen geschützt, welche ebenfalls schon an ganz jungen Blättern auftreten.

---

1) Influence de l'état hygrométrique et de l'éclairement sur les tycs et les feuilles des plants à piquants. Lille 1893.

2) Untersuchungen über den Einflufs der Luftfeuchtigkeit auf das Wachstum der Pflanzen. Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik Bd. XX 1898 Heft 4.

3) Organographie pag. 226 und a. a. O.

Zusammenfassung.

Die Funktionen, welche die als Vorläuferspitzen ausgebildeten Blattenden der Monokotylen auszuführen haben, sind vor allem die des Knospenschutzes, der Einleitung der Transpiration und Atmung, der Ablagerung von Exkreten. Bei der Mehrzahl der untersuchten Fälle sind sie diesen Funktionen gleichmäfsig angepafst, bei anderen wiederum treten infolge extremer Lebensverhältnisse die einen zugunsten der anderen in den Hintergrund oder verschwinden ganz. In einzelnen Fällen übernehmen sie später auch noch andere Funktionen. So bilden die Vorläuferspitzen von Dioscorea macroura durch Emporwölben der Ränder mit schleimausscheidenden Haaren erfüllte, nach aufsen abgeschlossene Binnenräume, welche mit den Gefäfsen in Verbindung stehen und stellen wasserspeichernde, die Transpiration regulierende Organe dar. Aufserdem dienen sie wie auch die Vorläuferspitzen anderer Dioscoreen als Träufelspitzen der Ableitung des Niederschlagswassers. Die Vorläuferspitzen von Gloriosa und Littonia wandeln sich später zu Blattranken um.

Je nach dem ganzen Aufbau der Pflanze sind auch die Vorläuferspitzen für den Knospenschutz verschieden gestaltet. Bei den Dioscoreen, wo Blattscheiden oder Nebenblätter fehlen, stellen sie nach innen eingebogene oder flache Hüllen, ähnlich den Knospenschuppen, jedoch von meist fleischiger Beschaffenheit dar, welche die ganze Knospe umgeben und durch Ausscheidung von Schleim diesen Schutz noch verstärken. Die oft bei verschiedenen Arten auftretenden blattohrenähnlichen Verbreiterungen der Blattbasis bilden sich erst ziemlich spät und sind für den Knospenschutz ohne Bedeutung. Bei Doryanthes, Sanseviera, Dracaena Draco, Ornithogalum caudatum werden die jüngeren Blatteile von der Lamina der älteren zwar umhüllt, aber nicht nach aufsen vollständig abgeschlossen. Hier funktionieren die Vorläuferspitzen als pfropfenähnliche Verschlufskörper von ziemlich massiger Entwicklung. Bei vielen Aroideen, Musaceen, Cannaceen, Marantaceen tritt neben ziemlich starker Ausbildung der Lamina, Einrollung des Blattes in der Knospenlage Blattscheidenbildung auf, welche den Schutz der jungen Blattanlagen zum gröfsten Teil übernimmt. Hier dient die Vorläuferspitze als Abschlufsmittel für die eingerollte Lamina und verhindert als solches ein zu frühes Aufrollen innerhalb der Scheiden des nächstälteren Blattes. Andererseits schliefst sie beim Heraustreten aus der Scheide diese nach unten hin so lange ab, bis die unteren Blattpartien soweit entwickelt sind, dafs sie ungeschädigt ins Freie zu treten vermögen. Sie stellt hier

gewöhnlich einen dünnen, langen, cylindrischen Fortsatz dar, der entweder durch Schleimausscheidung wie bei Diefenbachia, Cordyline, Maranta etc. oder durch Haarbildung wie bei Hedychium in seiner Bedeutung als Knospenschutzmittel verstärkt wird.

In den extremen Fällen wird die Blattspitze als Dorn oder Bohrspitze ausgebildet und dient so durch ihre starkentwickelten mechanischen Elemente dem jungen Blatte als Schutzmittel gegen Tierfrafs oder Verletzungen beim Hervorbrechen aus dem Boden. Neben der Bedeutung der Vorläuferspitze als Knospenschutzmittel kommt ihr vor allem die Funktion der Einleitung der Transpiration für das junge noch spaltöffnungslose Blatt zu. In der Mehrzahl der Fälle sehen wir diese beiden Funktionen miteinander vereinigt, indem auf der Vorläuferspitze zerstreut frühzeitig Wasserspalten oder gewöhnliche Spaltöffnungen in grofser Zahl auftreten. Bei den Dioscoreen, Smilax-Arten, Doryanthes kommt es für gewöhnlich nicht bis zur tropfenförmigen Wasserausscheidung, während dagegen z. B. bei Richardia africana, Calla palustris, Thalia dealbata, Maranta arundinacea etc. die Guttation eine beträchtliche wird. Manchmal sind beide Funktionen an der Vorläuferspitze getrennt, so dafs der obere cylindrische Teil als Abschlufskörper dient, während am unteren flachen Teile sich die Wasserspalten befinden, z. B. bei Caladium esculentum, Anthurium-Arten. In noch anderen Fällen stellen die Vorläuferspitzen fast oder nur ausschliefslich Wasserausscheidungsorgane dar, wie sie z. B. bei Sauromatum, Amorphophallus, Thunia Marshalliana und vor allem bei vielen Wasserpflanzen, wie Sagittaria-, Alisma-, Potamogeton-Arten vorkommen. Ganz ähnlich fand v. Minden[1]) die Spitzen der Keimblätter durch Ausbildung von Wasserspalten und reichliche Guttation als Wasserausscheidungsorgane umgewandelt.

Die Form und Ausgestaltung der Vorläuferspitzen hängt eng mit den äufseren Verhältnissen zusammen, welche auf die betreffende Pflanze einwirken. So sind bei vielen Dioscoreen die Vorläuferspitzen von fleischiger Beschaffenheit und haben in ihren Zellen Schleim abgelagert. Dadurch sind die jungen Sprosse imstande beim Hervortreten aus dem Laubdach des Waldes oder der Gebüsche die Insolation ohne Schaden zu ertragen. Bei Dracaena Draco, welche trockenen Standorten angepafst ist, ist die Vorläuferspitze als derbe Spitze ausgebildet, bei der ihr verwandten, feuchte Standorte liebenden Cordyline terminalis stellt sie ein zartes, wasserausscheidendes Organ dar. Ebenso sehen wir sie bei einer grofsen Anzahl anderer Pflanzen, welche Sümpfe

1) pag. 30.

oder feuchte, tropische Urwälder bewohnen, ganz ähnlich wie bei Cordyline gebaut und hauptsächlich der Guttation angepafst. Bei Doryanthes Palmeri sezernieren die Vorläuferspitzen ganz junger Pflanzen lebhaft Wasser, während die später gebildeter Blätter keinen oder nur einen geringen Transpirationsunterschied zeigen, was jedenfalls mit den verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen der einzelnen Jahreszeiten zusammenhängt.

Es frägt sich nun, welche Bedeutung diese Sekretion für die Entwicklung des Blattes besitzt. Duchartre[1]) kommt auf Grund seiner Untersuchungen über die Wasserausscheidung an den Vorläuferspitzen von Colocasia zu der Ansicht, die Transpiration und Exkretion stehen im umgekehrten Verhältnis zueinander und seien nur der verschiedene Ausdruck des gleichen physiologischen Vorgangs, durch den die Pflanzen vom überschüssigen Wasser befreit werden. Auch Unger[2]), Stahl[3]) und Goebel[4]) sehen den Nutzen der wassersezernierenden Organe in dem durch sie erzeugten Wasserstrom, der den Transpirationsstrom zu ersetzen vermag, während Haberlandt[5]) in den Hydathoden hauptsächlich einen Schutz vor Infiltration der Intercellularräume durch Wasser sieht. Lepeschkin[6]) dagegen kommt auf Grund seiner Untersuchungen zur Ansicht, dafs „die Hydathoden nur als Organe zu betrachten sind, deren Vorhandensein zurzeit weniger durch ihre Notwendigkeit selbst als vielmehr durch die Erblichkeit bedingt wird“ und „dafs der direkte Nutzen, den diese Organe der Pflanze dadurch bringen könnten, dafs sie in gewissen Fällen einen der Versorgung der Pflanze mit Nährsalzen befördernden Wasserstrom verursachen, Wasseraufnahme ermöglichen usw. nicht von Bedeutung ist“.

Nun zeigt aber schon die Tatsache, dafs die Wasserspalten aus gewöhnlichen Spaltöffnungen hervorgehen und durch diese vertreten werden können, allein, dafs hier von ererbten Organen gar keine Rede sein kann. Aufserdem tritt die Guttation bei den Pflanzen der ver-

---

1) pag. 257.

2) Unger, Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. Sitz.-Ber. d. Kais. Ak. d. Wissensch. 1858.

3) Stahl, Über Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Bot. Zeit. 1897 I. Abt.

4) Goebel, Über die biologische Bedeutung der Blatthöhlen bei Tozzia und Lathraea. Flora 1897 Bd. 83.

5) Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie, 1896, pag. 424.

6) W. Lepeschkin, Die Bedeutung der wasserabsondernden Organe für die Pflanzen. Flora 1902 pag. 60.

schiedensten Familien und Standorte sogar bei einer grofsen Anzahl untergetauchter Wasserpflanzen auf. Die bis jetzt bekannte stattliche Anzahl von Fällen, bei welchen Guttation vorkommt, könnte beliebig vergröfsert werden, was fast alle sich mit dieser Frage beschäftigten Forscher betonten und auch von meinen eigenen Untersuchungen bestätigt wird. Wahrscheinlich besitzen die meisten höheren Pflanzen in der Periode ihres stärksten Wachstums eine verstärkte Transpiration, wobei die Guttation nur den extremsten Fall darstellt. Die Versuche Lepeschkins beweisen meiner Ansicht nach zwar, dafs der Schaden durch Infiltration der Blattintercellularen nicht von besonderer Bedeutung sei. Da es ihm, und ebenso auch mir, nicht gelang, durch Klebmittel, wie Wachs, Fett etc., die Sekretion zu verhindern, schnitt er die wasserausscheidenden Organe am Blatt heraus, liefs die Schnittwunden vernarben und fand hierauf, dafs das Fehlen derselben für das Blatt ohne besonderen Schaden sei. Nun ist aber die Sekretionstätigkeit des Blattes im jugendlichen Stadium am stärksten und hört gewöhnlich am ausgewachsenen Blatte ganz auf oder tritt doch sehr zurück, was die Untersuchungen von Duchartre, Molisch, Volkens, v. Minden etc. und meine eigenen beweisen. Durch das Herausschneiden wurde aber die sezernierende Oberfläche nur vergröfsert, das Wasser trat statt aus den Wasserspalten aus den freigelegten Wunden hervor, was man deutlich beobachten kann. Wenn nach 8—10 Tagen die Wunden vernarbt waren, so war wohl in den allermeisten Fällen die Zeit der stärksten Guttation vorbei und das Blatt durch Ausbildung der gewöhnlichen Spaltöffnungen imstande die Transpiration zu übernehmen. Die Guttation ist ja doch nur ein Hilfsmittel für das Blatt, die Transpiration in gleicher oder fast gleicher Stärke, wie es später von der Lamina besorgt wird, an einer verhältnismäfsig sehr kleinen Stelle imstande zu erhalten. Ist dies nicht mehr nötig, so werden die Wasserspalten verstopft oder die ganze Vorläuferspitze wird abgeworfen.

Die Ablagerung von Exkreten in den Vorläuferspitzen beginnt bereits sehr früh und ist in vielen Fällen eine im Verhältnis zum übrigen Blatte beträchtliche. Vor allem wird Gerbstoff und Calciumoxalat in Raphiden- und Drusenform abgeschieden. Diese Ablagerung von Sekreten steht in enger Beziehung zur Blattentwicklung überhaupt und ermöglicht dem jungen Blatte eine lebhafte Stoffwanderung und Ausstofsung der überflüssigen Produkte durch die früh absterbende Vorläuferspitze.

Allgemeine Regenerationsprobleme.[1])

Von **K. Goebel.**

Mit 7 Abbildungen im Text.

Über Regenerationserscheinungen bei Pflanzen haben uns die letzten Jahrzehnte eine grofse Anzahl von Untersuchungen gebracht.[2]) Wenn man diese überblickt, so ergibt sich, dafs ihr Wert, abgesehen von der Fülle von Einzeltatsachen, welche dabei zutage traten, doch hauptsächlich darin liegt, dafs sie eine Anzahl allgemeinerer Probleme uns deutlicher zum Bewufstsein gebracht haben.

Wenn ich es auf Wunsch der Leitung dieses Kongresses versuche, kurz diese Probleme zu besprechen, die Tatsachen selbst aber nur insofern heranzuziehen, als sie für die Formulierung der Probleme von Bedeutung sind, so möchte ich zunächst daran erinnern, dafs das Gebiet, mit welchem wir uns dabei zu beschäftigen haben, obwohl es erst in jüngster Zeit intensiver bebaut wurde, doch offenbar die ältesten Anfänge einer experimentellen Morphologie in sich schliefst. Dafs ein abgeschnittenes Sprofsstück bei vielen Pflanzen zum Ausgangspunkt einer neuen Pflanze wird, ist sicher eine uralte Erfahrung, und ich möchte glauben, dafs auch die alte Fabel von der lernäischen Hydra, der für einen abgehauenen Kopf mehrere neue wachsen, nichts anderes ist, als eine poetische Ausschmückung der Regenerationserscheinungen, die man an vielen Baumstümpfen oder den Wurzeln von Taraxacum und anderen Pflanzen leicht beobachten kann und wohl auch im Altertum schon beobachtet hat.

Indes erlaubt die Zeit nicht, eine Geschichte des Gegenstandes zu geben und die Untersuchungen der älteren Botaniker, wie Malpighi, Duhamel du Monceau, Bonnet, Knight und anderer hier anzuführen. Vielmehr möchte ich sogleich zu den Problemen übergehen, die sich aus der Beobachtung der Regenerationserscheinungen ergeben und dabei zunächst anknüpfen an einen Satz, den Turpin im Jahre 1839[3]) ausgesprochen hat. Dieser Satz lautet, „dafs in allen Geweberegionen einer Pflanze das Leben gleichmäfsig

1) Vortrag gehalten auf dem internationalen Botanikerkongrefs in Wien (am 15. Juni 1905).

2) Vgl. die Literatur in Pfeffers Pflanzenphysiologie, II. Aufl., und Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreiche. Biol. Centralbl. Bd. XXII.

3) Comptes rendus de l'academie des sciences, Paris 1839, pag. 439.

verteilt und in unzählige Einzelcentren konzentriert ist, aus denen durch Reizung die Entwicklung eines embryonalen, die Art erhaltenden Körpers hervorgehen kann." In die heutige Sprache übersetzt, würde das lauten: Alle Zellen einer Pflanze sind äquipotentiell, jede kann unter bestimmten Umständen zu einer ganzen Pflanze heranwachsen.

Dieser Turpin'sche Satz tritt zwar äufserlich als Zusammenfassung von Beobachtungstatsachen auf, in Wirklichkeit aber ist er eine auf einer schmalen Basis von Erfahrungen aufgebaute Verallgemeinerung und schliefst — obwohl auch spätere Autoren zu denselben Anschauungen gelangt sind — eine Reihe von noch keineswegs gelösten Problemen ein. Es ergeben sich aus ihm die folgenden Fragen: Sind wirklich alle Zellen eines Pflanzenkörpers gleichmäfsig regenerationsfähig, und was ist der Reiz („excitation"), der sie zur Regeneration veranlafst? An diese schliefsen sich dann zwei weitere, zwar nicht Turpin, teilweise aber anderen älteren Beobachtern zum Bewufstsein gekommene Probleme: die Frage nach der Qualität der bei der Regeneration erscheinenden Neubildungen und die nach ihrer Anordnung, speziell nach den Ursachen der so häufig zu beobachtenden polaren Verteilung.

§ 1. Äquipotentialität und Regenerationsfähigkeit der Zellen.

Dafs die Entscheidung darüber, ob alle protoplasmahaltigen Zellen eines Pflanzenkörpers gleich regenerationsfähig sind oder nicht, für unsere Gesamtauffassung der Entwicklung von grofser Bedeutung ist, braucht kaum hervorgehoben zu werden; denn anders ausgedrückt lautet die Frage: Wie geht eigentlich die Entwicklung von der Eizelle oder Spore aus vor sich? Sind die durch Teilung entstandenen Zellen untereinander ursprünglich gleichartig, deshalb ebenso wie die Keimzelle imstande, den ganzen Organismus hervorzubringen, und nur durch ihre Beziehungen zu anderen Zellen und zur Aufsenwelt in bestimmter Richtung, aber nicht dauernd induziert resp. modifiziert, oder werden die einzelnen Zellen im Laufe der Entwicklung ungleichartig und erhalten von vornherein einen besonderen Stempel aufgeprägt, der sie ein für allemal voneinander verschieden erscheinen läfst? Das Resultat der bisher vorliegenden Beobachtungen läfst sich wohl dahin zusammenfassen, dafs die Regenerationsfähigkeit der Zellen eine um so gröfsere ist, je weniger scharf die Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Zellenformen durchgeführt ist. Der Turpin'sche Satz gilt also z. B. für die Moose in weiterer Ausdehnung als für die höheren Pflanzen, und auch bei den Moosen nicht für diejenigen Zellen, die

am meisten von den anderen abweichen, wie z. B. die Rhizoiden und Schleimpapillen der Lebermoose, Zellen, welche, obwohl sie Protoplasma enthalten, soweit wir wissen ihre Teilungsfähigkeit und damit auch die Regenerationsfähigkeit eingebüfst haben, was in der neueren Literatur, welche vielfach alle Zellen eines Lebermoosthallus für regenerationsfähig erklärt, vielfach nicht beachtet worden ist. Aber es liegen Anhalspunkte dafür vor, dafs es sich dabei nur um eine im Verlauf der Entwicklung eingetretene Umänderung der Zellen- resp. Protoplasmaeigenschaften handelt. Denn es ist kaum zu bezweifeln, dafs eine sehr jugendliche Rhizoidzelle oder Schleimpapille zur Regeneration veranlafst werden könnte. Wenigstens hat Giesenhagen[1]) für Chara gezeigt, dafs man die jungen Rhizoiden zu Sprossen (Zweigvorkeimen) umbilden kann, und so dürfte es sich auch für die Lebermoosrhizoiden nur darum handeln, auf welchem, früheren oder späteren, Entwicklungsstadium der Verlust der Regenerationsfähigkeit eintritt, zumal z. B. die Rhizoiden einer Anzahl von mir untersuchter Gottschea-Arten schon normal zu ziemlich umfangreichen Zellkörpern werden. Wir können also sagen, dafs auch bei Pflanzen, bei denen im Zusammenhang mit der weniger scharfen Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Zellen die Mehrzahl der letzteren die Regenerationsfähigkeit beibehalten hat, doch einzelne zu bestimmten Leistungen angepafste sich finden, welche die Regenerationsfähigkeit verlieren. Dieser Verlust tritt um so früher ein, je mehr die Zelle resp. der Zellkomplex von den anderen abweicht.

Es knüpft sich daran naturgemäfs die weitere Frage, worauf der Verlust der Regenerationsfähigkeit beruht, welche inneren Veränderungen in der Zelle diesen also bedingen. Für die Beantwortung dieser Frage liegen bis jetzt keine Anhaltspunkte vor. Wir können es einer Zelle nicht direkt ansehen, ob sie regenerationsfähig ist oder nicht. Denn wenn wir z. B. sagen würden, sie ist um so regenerationsfähiger, je mehr sie ihren embryonalen Charakter behalten hat, so ist dies keine Erklärung, sondern nur eine Umschreibung der Tatsache, dafs allerdings Gewebe, welches wir als embryonal bezeichnen, d. h. welches besteht aus Zellen, die sich durch ihre Teilungsfähigkeit und ihren reichen Plasmagehalt auszeichnen, besonders regenerationsfähig sind, und dafs auch Zellen, welche in den Dauerzustand übergegangen sind, bei der Regeneration erst wieder embryonal werden müssen. Aber dieses Embryonalwerden ist eben nichts anderes als der Beginn der Regene-

1) Giesenhagen, Untersuchungen über die Characeen, 1. Heft. Marburg 1902. Tafelerklärung zu Taf. II, Fig. 6.

ration selbst, also eine Folge des die Regeneration bedingenden Reizes, nicht seine Ursache, wie dies namentlich aus Nolls[1]) Untersuchungen an Siphoneen mit besonderer Deutlichkeit hervorgeht. Die Tatsache, dafs embryonales Gewebe durch die ganz besonders rasch eintretende Fähigkeit, verloren gegangene Teile zu ergänzen, ausgezeichnet ist, ist allerdings von fundamentaler Bedeutung. Es ist dies aber eine Erscheinung, die keineswegs auf Organismen beschränkt ist, sie kehrt auch bei Kristallen wieder, und die Einwendungen, welche man gegen einen Vergleich der Kristallregeneration mit der bei Organismen eintretenden vorgebracht hat, sind nach den Untersuchungen von Przibram[2]) wohl nicht mehr haltbar. Diese Eigenschaft des embryonalen Gewebes, verlorene Teile ergänzen zu können, ist um so mehr hervorzuheben, als hierin die pflanzlichen Regenerationserscheinungen mit den tierischen übereinstimmen.

Bei Tieren trittt ungemein deutlich hervor, dafs wenigstens in der Mehrzahl der Fälle die Regeneration darin besteht, dafs das Verlorene wiederhergestellt (repariert [Wittrock] oder restituiert [Küster]) wird. Eine Eidechse, welche den Schwanz verlor, erhält einen neuen Schwanz, ein Salamander, dem ein Bein abgeschnitten wird, bildet diese Extremität wieder. Derartige Erscheinungen sind bei Pflanzen viel weniger häufig. Allgemein gültig ist hier, soweit die noch nicht sehr ausgedehnten Untersuchungen ein Urteil gestatten, die Regenerationsfähigkeit in der Form der Restitution für embryonales Gewebe; jedermann kennt die von Ciesieski zuerst entdeckte, von Prantl, Lopriore und neuerdings von Simon und Nemeč näher untersuchte Regenerationsfähigkeit der Wurzelspitze, der sich analoge Tatsachen von Sprossen und Blättern anschliefsen lassen. Es sei zur Demonstration hier ein längsgespaltenes Blatt von Polypodium Heracleum demonstriert (Fig. 1), welches seitliche Regeneration der beiden Spaltstücke zeigt. Bei nicht embryonalem Gewebe aber treten direkte Ersatzbildungen bei Pflanzen offenbar nur unter besonderen Umständen ein. Auch die von Hildebrand zuerst gefundene, später von Winkler und mir näher untersuchte Regeneration der Blattspreiten an den Primärblättern von Cyclamen ist meiner Ansicht nach keine

---

1) Noll, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biolog. Centralbl. 1903.

2) Przibram, Formregulationen verletzter Kristalle (Zeitschr. für Kristallographie Bd. XXXIX 1904). Es wird hier namentlich gezeigt, dafs die Kristalle ihre Form nach Verletzung herzustellen vermögen, auch dann, wenn keine absolute Massenzunahme des Kristalls erfolgen kann.

Restitution. Es wird nicht an dem abgeschnittenen Stummel eine Neubildung einer Blattspreite eingeleitet, sondern diese findet seitlich statt an den Stellen des Blattstiels, an welchem normal die Spreitenbildung gehemmt ist, die aber bei diesen Primärblättern (nicht aber bei denen älterer Pflanzen) noch entwicklungsfähig, wir wollen, um



Fig. 1. Polypodium Heracleum, welches an der Spitze längs gespalten worden war. Beide Blatthälften haben eine neue Hälfte gebildet. Stark verkleinert.

einen kurzen Ausdruck zu haben, sagen: relativ embryonal geblieben ist. Der Pflanzenkörper aber unterscheidet sich ja eben dadurch wesentlich vom Tierkörper (wenigstens wenn wir beiderseits verhältnismäfsig hoch gegliederte Formen ins Auge fassen), dafs er meist sehr

zahlreiche Stellen besitzt, welche embryonalen Charakter behalten haben: es sind dies einerseits die Vegetationspunkte, andererseits Stellen, die wir nicht als Vegetationspunkte bezeichnen können, die aber weniger differenziert sind als andere, ich möchte sie als embryonale Stellen zweiter und dritter Ordnung bezeichnen; es wird bei Besprechung der Blattregeneration darauf zurückzukommen sein. Hier ist nochmals hervorzuheben, dafs diese embryonal gebliebenen Stellen es sind, welche bei Verletzungen am raschesten durch Neubildungen reagieren, und dafs darauf auch der Unterschied zwischen pflanzlicher und tierischer Regeneration in erster Linie zurückzuführen ist. Ja es erscheint wahrscheinlich, dafs vielfach das Vorhandensein des embryonalen Gewebes nicht nur das Auftreten von Neubildungen an anderen Stellen verhindert, sondern auch die Dauerzellen in einen Zustand versetzt hat, welcher sie zu Neubildungen unfähig macht. Embryonale und Dauerzellen unterscheiden sich nicht nur durch den relativen Reichtum an Protoplasma; das embryonale Gewebe der Vegetationspunkte des Cambiums usw. lebt (wie Noll sich mit Recht ausdrückt) gewissermafsen als Schmarotzer auf Kosten des Dauergewebes und entzieht diesem Stoffe, welche den Verlust der Entwicklungsfähigkeit, sei es zeitweilig, sei es für immer, zur Folge haben, ganz abgesehen von anderen Begleiterscheinungen, welche sich beim Übergang von dem embryonalen in den Dauerzustand einstellen. Ein zutreffendes Bild dafür gewährt das Verhalten der Farnprothallien: ihr Wachstum geht in den Dauerzustand über, sobald sich ein Embryo gebildet hat, dem die Baustoffe zuströmen, und während sonst bei Beseitigung des Vegetationspunktes eines Prothalliums Adventivprothallien an ihm auftreten, erfolgt dies nicht an Prothallien, welche Embryonen zu ernähren haben. Diese unterdrücken — wenigstens in den meisten Fällen — nicht nur das Meristem, sondern auch die Regenerationsfähigkeit des Prothalliums. Ebenso sehen wir, dafs bei Pfropfungen, wenn das Edelreis anwächst, die Wurzelbildung an ihm unterdrückt wird, weil der Zusammenhang mit dem Wurzelsystem der Unterlage hergestellt ist, während eine Unterbrechung dieses Zusammenhangs, z. B. durch Ringelung eines auf Peireskia gepfropften Epiphyllums, die Wurzelbildung hervorruft.[1])

---

1) Der Versuch wurde auch in der Weise ausgeführt, dafs der Peireskiasprofs an der Basis abgeschnitten und in trockenen Sand gestellt wurde. Das Edelreis (Epiphyllum) bildete dann Wurzeln, welche an einem danebenstehenden unverletzten, denselben äufseren Bedingungen ausgesetzten Exemplar nicht auftraten. Der Ringelungsversuch gelingt nicht immer.

Diese Tatsachen leiten ohne weiteres über zu der Frage nach den

§ 2. Reizen, welche die Regeneration hervorrufen.

Wenn wir ein Stück einer Pflanze, z. B. ein Blatt, von ihr entfernen und daran Neubildungen auftreten sehen, so können wir als den Reiz, welcher die Neubildungen hervorruft, zweierlei in Betracht ziehen: einmal die Verwundung als solche und dann die Unterbrechung des Zusammenhangs mit anderen Organen.[1])

Dafs Verwundung Veranlassung zu Neubildungen geben kann, zeigen ja die Erscheinungen der Vernarbung (im weitesten Sinne). Dafs aber bei der Regeneration nicht — wie man teilweise angenommen hat — die Verwundung als solche in erster Linie in Betracht kommt, sondern die Aufhebung des Zusammenhangs mit anderen Organen, liefs sich für eine Anzahl von Fällen deutlich feststellen. Die Regenerationserscheinungen sind mit anderen Worten bedingt durch Korrelationen.

So treten bekanntlich an abgetrennten Blättern von Begonia und Utricularia wie bei denen vieler anderer Pflanzen Adventivsprosse an bestimmten Stellen auf. Aber es ist nicht notwendig, die Blätter von der Sprofsachse zu trennen. Vielmehr liefs sich zeigen, dafs bei Begonia Rex und Utricularia Adventivsprosse auf den Blättern auch ohne dafs jene abgetrennt werden dann auftreten, wenn sämtliche Sprofsvegetationspunkte entfernt werden[2]); die Entfernung oder auch die Inaktivierung der Sprofsvegetationspunkte bedingt also das Auftreten der Adventivsprosse. Ohne Zweifel liefse sich dasselbe Resultat, wie Klebs[3]) hervorhebt, auf anderem Wege erzielen. Denn die Entfernung der Sprofsvegetationspunkte bedingt nach meiner Auffassung, dafs diese nicht mehr als Verbrauchsstätten für Baustoffe in Betracht kommen, in den Blättern also eine sonst nicht eintretende Nährstoffanhäufung eintritt. Eine solche kann wahrscheinlich auch auf andere Weise herbeigeführt und damit auch ohne Entfernung der Sprofsvegetationspunkte die Bildung von Adventivsprossen auf fest-

---

1) Vgl. Goebel, Weitere Studien über Regeneration. Flora, Bd. XCII (1903) pag. 133.

2) Goebel, Weitere Studien über Regeneration. Flora, Bd. XCII (Jahrg. 1903 pag. 132), und Über Regeneration bei Utricularia, ibid., Bd. XCIII (1904) pag. 98.

3) Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen, Jena 1903, und Biolog. Centralbl. 1904 pag. 611.

sitzenden Blättern von Begonia und Utricularia veranlafst werden wie wir ja bei einigen Arten dieser Gattungen ein spontanes Auftreten solcher Sprossen kennen. Für gewöhnlich aber unterbleibt die Bildung der Adventivsprosse eben wegen des Vorhandenseins der normalen Vegetationspunkte; die Fähigkeit, Adventivsprossen zu bilden, bleibt dann ebenso latent und wird korrelativ gehemmt, wie bei den Cyklamenprimärblättern die Fähigkeit am Stiel spreitenförmige Auswüchse zu bilden durch das Vorhandensein der normalen Blattspreite gehemmt wird. Solche korrelalive Hemmungen aber können durch andere Einwirkungen aufgehoben werden. Dieselbe Erscheinung wiederholt sich ja auch sonst: wir wissen, dafs bei den einen Pflanzen Adventivsprosse auf Wurzeln oder Hypokotylen spontan, bei anderen nur an solchen, deren Sprofsachse entfernt wurde, auftreten. Sehr wahrscheinlich sind in beiden Fällen die Bedingungen, welche die Sprofsbildung hervorrufen, dieselben. Die Untersuchung bei künstlich herbeigeführter Regeneration aber, welche uns gestattet, die Bedingungen willkürlich zu variieren, wird uns am ehesten Aussicht bieten, die Umstände, welche für das Auftreten der betreffenden Neubildungen mafsgebend sind, näher kennen zu lernen und daraus Schlüsse auch auf die Bedingungen der „normalen“ Organbildung ziehen zu können.

Freilich ist es dabei meist nicht leicht, die einzelnen Faktoren auseinanderzuhalten, zumal die, welche die erste Anlegung bedingen, offenbar oft verschieden sind von denen, die eine Weiterentwicklung der Anlage hervorrufen. Die letztere kann bei den Blattknospen von Cardamine pratensis, den Wurzelanlagen an den Weidenzweigen u. a. schon durch reichliche Wasserzufuhr ausgelöst werden; aber dabei handelt es sich doch im wesentlichen um eine Weiterentwicklung bestehender Anlagen, die als solche in gröfserer oder geringerer Ausbildung schon gegeben sind. Auch neue Wurzelanlagen werden dabei entstehen, weil derartige Pflanzen sozusagen von vornherein darauf eingestellt sind; bei anderen Blättern und Sprossen genügt die Wasserzufuhr nicht, weil die inneren Bedingnngen für die Anlage adventiver Bedingungen nicht gegeben sind. So erzeugen manche Selaginellen, wie S. grandis, S. pulcherrima, an ihren überirdischen Sprossen keine Wurzelträger, während dies z. B. bei S. Martensii der Fall ist. Man könnte annehmen, dafs dies darauf beruhe, dafs es den über den beiden sich erhebenden Sprossen der erstgenannten Arten an der nötigen Feuchtigkeit fehle. Allein selbst bei Kultur in einem beständig warm und feucht gehaltenen Raum bildeten die Sprosse von S. pulcherrima keine Wurzelträger; dafs sie aber nicht etwa die Fähigkeit

dazu verloren haben, zeigt die Tatsache, dafs die Wurzelträger an den fortwachsenden Enden abeschnittener und feucht gehaltener Sprosse in grofser Zahl hervortreten. Unter denselben äufseren Bedingungen reagiert also der Sprofs verschieden, je nachdem er mit dem Wurzelsystem in Verbindung ist oder nicht.[1])

Welche Vorgänge diese korrelative Hemmung bedingen, wird sich bei eingehender Untersuchung gewifs feststellen lassen. Ein Beispiel, das allerdings keineswegs als hinreichend festgestellt betrachtet werden kann, möge hier angeführt werden.

Frühere Untersucher, z. B. Wakker und de Vries, hatten angegeben, dafs die Blätter von Bryophyllum calycinum das Vermögen, Wurzeln zu bliden, wenn man sie als Stecklinge benutzt, ganz und gar eingebüfst haben. Auch mir gelang es (im Gegensatz zu den Erfahrungen bei Br. crenatum) lange nicht, abgeschnittene Bryophyllumblätter zur Bewurzelung zu bringen, auch dann nicht, wenn diesen Blättern die in den Blattkerben des Randes befindlichen Sprofsvegetationspunkte (an denen sich aufserordentlich frühzeitig Wurzeln bilden) genommen wurden. Sehr leicht trat aber — oft schon nach kurzer Zeit — an abgeschnittenen Blättern Wurzelbildung ein, wenn sie nicht in feuchte Erde, sondern in mit Nährlösung getränkten Sand gesteckt wurden. Nun kann man hier ja an verschiedene Reize denken, welche die Wurzelbildung „auslösen", osmotische oder chemische. Aber am nächsten liegt doch offenbar die Annahme, dafs die Wurzelbildung an den abgeschnittenen Blättern deshalb ausbleibt, weil bestimmte Aschenbestandteile, welche zur Wurzelbildung notwendig sind, fehlen und auch mit der Erde nicht in hinreichender Menge aufgenommen werden können. In den Sprofsanlagen des Blattrandes aber sind diese Aschenbestandteile offenbar vorhanden. Die Wurzeln können sich nämlich an ihnen auch in destilliertem Wasser oder in feuchter Luft entwickeln. Wenn man noch mit Sprofsanlagen versehene Blätter in mit Nährstofflösung getränkten Sand steckt, so unterbleibt gewöhnlich (aber nicht immer) die Wurzelbildung am Blattstiel. Die durch diesen aufgenommenen Aschenbestandteile werden den austreibenden Knospen und Wurzeln des Blattrandes zugeführt und die Neubildung an der Basis unterbleibt. Wir können nun weiter annehmen, dafs dies schon bei der Entwicklung des Blattes der Fall war, dafs schon hierbei bestimmte Aschenbestandteile in den Vegetationspunkten der Blattränder sich anhäuften und dadurch die Wurzelbildung am Blatt-

1) Vgl. die unterdessen in dieser Zeitschrift veröffentlichte Untersuchung des Verf., namentlich auch die Anmerkung 2 auf pag. 202.

stiel unterdrückt würde. Eine solche Annahme läfst sich exakt prüfen, und wenn sie sich bestätigen sollte, so würde sie Licht werfen auf das Zustandekommen der Korrelation, wenigstens eines bestimmten Falles derselben, denn selbstverständlich braucht nicht überall die gegenseitige Abhängigkeit zweier Organe voneinander auf denselben Ursachen zu beruhen. Gerade das Studium der Regenerationserscheinungen aber scheint mir ein besonders wertvolles Material für die Erlangung eines besseren Verständnisses der Korrelationen zu bieten.

Um Korrelationen scheint es sich auch zu handeln bei den von Werner Magnus untersuchten, bis jetzt aber nur ganz kurz beschriebenen Regenerationserscheinungen bei Hutpilzen.[1]) Er fand, dafs eine reparative Tätigkeit an verletzten Fruchtkörpern von Agaricus durch die infolge der Verwundung eingeleitete Neubildung von Fruchtkörpern korrelativ gehemmt wird, was ganz mit den früher dargelegten Anschauungen übereinstimmt, denn mit anderen Worten heifst das, dafs durch die Verwundung hervorgerufenes embryonales Gewebe die Restitution hemmt; diese tritt in ausgedehnterem Mafse nur ein, wenn erstere ausgeschlossen ist. Eine Beziehung, welche natürlich nicht bei allen Pflanzen in derselben Weise vorhanden zu sein, namentlich aber nicht umgekehrt zu gelten braucht. Wenn, wie Simon fand, bei den Wurzeln eine in nächster Nähe der entfernten Wurzelspitze künstlich hervorgerufene Nebenwurzelbildung keine Hemmung auf den Verlauf der Regeneration ausübe, so zeigt dies eben nur, dafs die Regenerationsfähigkeit des embryonalen Gewebes der Hauptwurzel auch unter diesen Umständen intakt geblieben war; sie ist aber sicher ihrerseits auch beeinflufsbar.

Von besonderem Interesse ist die Angabe, dafs bei Hutpilzen unter den oben erwähnten Umständen auch Hymenium regeneriert werden kann, aber nur im Anschlufs an schon vorhandenes. Diese Angabe deutet darauf hin, dafs die Art der Neubildung bestimmt wird durch die Beschaffenheit des Orts, an dem sie erfolgt, ähnlich wie unterhalb eines Rhizoids von Marchantia sich ein neues oder unterhalb einer Brutknospe von Eriopus[2]) eine andere bildet; im Grunde liegt dabei derselbe Vorgang, wie wir ihn bei der Polarität zu besprechen haben werden, vor.

Diese Beobachtung leite nun über zu der Frage, wodurch überhaupt die Qualität der bei der Regeneration auftretenden Neubildungen bestimmt wird. Ehe indes darauf eingegangen wird, sei

---

1) W. Magnus, Experimentell-morphologische Untersuchungen. Ber. der deutschen botan. Gesellsch. Jahrg. 1903.

2) Goebel, Organographie pag. 361.

nur noch hervorgehoben, dafs die korrelativ bedingten Regenerationserscheinungen nicht nur durch die Entfernung, sondern auch schon durch die Inaktivierung eines Organs hervorgerufen werden können. Die Eingipsung der Spreite eines Primärblattes von Cyklamen genügt, wie Winkler zeigte, um die sekundäre Spreitenbildung hervorzurufen; man könnte dasselbe auch wohl erreichen, wenn man die Blattspreite in eine sauerstofffreie Atmosphäre bringen würde. Bei Circaea genügt dauernde Verfinsterung des orthotropen Hauptsprosses, um einen der plagiotropen Seitensprosse zur Aufrichtung zu veranlassen; bei Fichten läfst sich der Gipfeltrieb so einknicken, dafs er nicht abgelöst wird und in seinem wachsenden Teile später eine geotropische Aufwärtskrümmung ausführt. Trotzdem er also nicht vom Stamm getrennt ist, sondern nur seine Verbindung mit diesem gestört ist, richtet sich einer der unter dem Gipfeltrieb stehenden Seitensprosse auf und stellt sich in die Verlängerung der Hauptachse. Es wird eine weitere Aufgabe der Untersuchungen über Regeneration sein, diesen Begriff der Inaktivierung genauer zu präzisieren und den Betrag derselben festzustellen, welcher notwendig ist, um eine Ersatzreaktion einzuleiten.

§ 3. Die Qualität der Neubildung

hängt ab von dem Zustand, in welchem sich der ein Regenerat erzeugende Pflanzenteil befindet. Dieser Satz, den ich früher für die Regenerationserscheinungen bei Metzgeria zu erweisen gesucht habe,[1]) sei zunächst für eine Samenpflanze, Achimenes, erläutert (Fig. 2). Blattstecklinge, welche am Anfang der Vegetationsperiode gemacht werden, bilden beblätterte Adventivsprosse, welche nach einiger Zeit zur Blütenbildung schreiten. Viel früher tun dies in vielen Fällen Adventivsprosse, welche Blättern von blühenden Pflanzen entnommen sind[2]); nimmt man aber Blätter von Pflanzen, die am Ende ihrer Vegetationsperiode stehen, so bilden sich, wie ich im Herbst des vorigen Jahres beobachtete, die Adventivsprosse zu den für die Pflanze eigentümlichen Zwiebelsprossen aus, welche der Überwinterung dienen, wobei es nicht an Übergangsformen zu den Laubsprossen fehlt. Theoretisch ist es gewifs möglich, die Laubblätter so zu beeinflussen, dafs sie je nach dem Wunsche des Experimentators zu beliebigen Zeiten bestimmte Regenerate ergeben. Metzgeria bietet dafür ein

1) Goebel, Rückschlagsbildungen und Sprossung bei Metzgeria. Flora, Bd. LXXXV pag. 69 f. 1898, und Biol. Centralblatt Bd. XXII.

2) Vgl. die Abbildung Fig. 19 in „Organographie".

lehrreiches Beispiel. An kräftigen Pflanzen entstehen Adventivsprosse, welche bald die für einen ausgebildeten Metzgeriathallus charakteristischen Eigentümlichkeiten erreichen, namentlich eine Mittelrippe und Schleimpapillen ausbilden. Unter ungünstigeren Ernährungsverhältnissen entwickelte Metzgeriapflänzchen dagegen bringen viel einfacher gestaltete Adventivsprosse hervor; schliefslich kann ihre Gestalt auf die heruntersinken, welche die Metzgeria-Keimpflanze hat, d. h. auf die einer einfachen Zellreihe, welche noch nicht einmal eine zweischneidige Scheitelzelle besitzt. Hier tritt die auch sonst nachgewiesene Möglichkeit einer künstlichen Hervorrufung der Jugendform deutlich hervor; diese bildet sich dann, wenn eine Hemmung in der Entwicklung der Pflanze durch ungünstige Ernährung eingetreten ist.

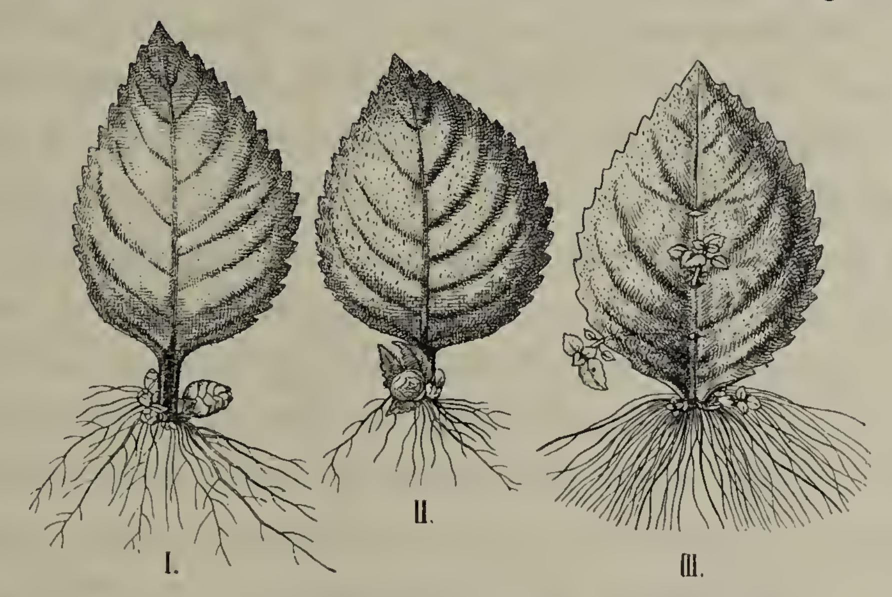


Fig. 2. Blätter von Achimenes (Gartenhybride) als Blattstecklinge benützt (auf $^1/_2$ verkleinert). I und II am Ende der Vegetationsperiode ausgelegt. I hat eine Anzahl von „Zwiebelsprossen" gebildet, II links einen Adventivsprofs, der nach Bildung von drei Laubblättern zur Zwiebelbildung überging, daneben einige kleinere Zwiebelsprosse. III Blatt am Anfang der Vegetationsperiode ausgelegt; es bilden sich als Adventivsprosse einige Laubsprosse, teils an der Basis, teils infolge der Durchschneidung der Blattrippen auch auf der Blattspreite und zwar sowohl auf der Ober- als der Unterseite.

Ganz analoge Erscheinungen zeigt vielfach die Blattbildung an Adventivsprossen. Es sei gestattet, an ein 1883 [1]) von mir benutztes Beispiel anzuknüpfen, das besonders instruktiv ist. An den Sprossen, welche auf abgeschnittenen Wurzelstücken von Ailantus glandulosa entstehen (aus dem Cambium resp. Callus) ist die Blattentwicklung eine ähnliche wie bei den Keimpflanzen; zuerst bilden sich bleiche, ungegliederte Schuppen, die nach oben allmählich in das reicher gegliederte Blatt übergehen, und ebenso ist es bei vielen anderen

1) Goebel, Vergleichende Entwicklungsgesch. der Pflanzenorgane. Schenks Handbuch Bd. II pag. 261.

Adventivsprossen.[1]) Später haben Jackson und C. Decandolle dieselbe Erscheinung hervorgehoben und an einer Anzahl von Beispielen erläutert; die Adventivsprosse wiederholen zuweilen, z. B. bei Sassafras officinalis, die Blattformen der Keimpflanzen so vollständig, dafs es schwer ist, die beiden voneinander zu unterscheiden. Wenn Jackson meint, die von Ailantus bilden insofern eine Ausnahme, als bei ihnen die ersten Blätter sogar einfacher gestaltet seien als die der Keimpflanzen (welche zunächst dreizählige Primärblätter hervorbringen), so ist dabei nicht Rücksicht genommen auf die Kotyledonen. Es scheint mir von besonderem Interesse, dafs die Adventivsprosse auch Blätter hervorbringen können, die auf die einfache Gestaltung der Kotyledonen herabsinken, denen man ja neuerdings wieder einmal die Blattnatur hat absprechen wollen. Dafs diese Primärblätter sowohl bei Keimpflanzen als bei Adventivsprossen Hemmungsbildungen darstellen, kann keinem Zweifel unterliegen; gerade die Adventivsprosse aber bieten Aussicht zu ermitteln, worauf die Hemmung beruht, zumal bei ihnen die Hemmung bald eine mehr, bald eine minder starke ist. Adventivsprosse von Fraxinus americana z. B. haben bald einfache Primärblätter wie die Keimpflanzen, bald dreizählige oder fünfzählige. Es ist sicher möglich zu entscheiden, ob dies abhängt von der Qualität oder Quantität der in dem Baumstumpf vorhandenen Baumaterialien oder von anderen Faktoren, und dadurch auch eine Einsicht in die Ursachen der Blattbildung bei Keimpflanzen zu gewinnen. Es sei gestattet, diesen schon vor Jahren hervorgehobenen Gesichtspunkt zu betonen, weil er bei den späteren Erörterungen des Problems keine Berücksichtigung gefunden hat; bei Jackson z. B. sind an seine Stelle der Zeitrichtung gemäfs phylogenetische Spekulationen getreten. Wenn neuerdings H. Winkler[2]) für Passiflora coerulea gefunden hat, dafs die Adventivsprosse, welche an Primärblättern entstehen, später zur Bildung von Folgeblättern schreiten als die an letzterem entstandenen Adventivsprosse, so scheint mir diese interessante Tatsache mit dem oben für Metzgeria Angeführten übereinzustimmen, doch dürfte es weniger auf den Ort des Blattes an der Mutterpflanze

---

1) R. T. Jackson, Localized stages in development in plants and animals. Memoirs of the Boston society of natural history, 1899, Vol. V pag. 4. Die Literatur scheint Jackson ganz unbekannt geblieben zu sein. C. Decandolle, Questions de morphologie et de biologie végétales. Archives des Sciences physiques et naturelles. Quatr. Periode 1, XII. 1903.

2) Über regenerative Sprofsbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von Passiflora coerulea. Ber. d. D. bot. Ges. 1905 Bd. XXIII.

als auf den inneren Zustand des Blattes resp. der ganzen Pflanze ankommen, wie das Beispiel von Achimenes zeigt. Dafs diese Bedingtheit an verschiedenen Orten des Pflanzenkörpers eine verschiedene sein kann, ist zweifellos; es braucht ja nur an die Tatsache erinnert zu werden, dafs das hypokotyle Stengelglied mancher Pflanzen durch eine Regenerationsfähigkeit ausgezeichnet ist, die anderen Teilen derselben Pflanze abgeht.

Von besonderem Interesse ist dann auch noch die Tatsache, die man als unvollständige Regenerationsfähigkeit bezeichnen könnte. Viele Blätter und auch einige Sprofsinternodien sind imstande, wenn sie als Stecklinge verwandt werden, zwar Wurzeln, nicht aber, wenigstens unter den bis jetzt ihnen dargebotenen Bedingungen, Sprosse zu bilden. Als Beispiel für Sprofsinternodien, die zwar Adventivsprosse, aber gewöhnlich keine Wurzeln bilden, möchte ich die internodialen Ausläuferstücke von Tussilago Farfara anführen. Die genauere Untersuchung namentlich der chemischen Beschaffenheit derartiger Blätter und Sprofsstücke läfst uns eine Einsicht in die Bedingungen für die Wurzel- und Sprofsbildung überhaupt erhoffen; dafs diese verschieden sind, läfst sich mit Sicherheit aus den bekannten Tatsachen schliefsen. Die Kenntnis dieser Bedingungen aber wird notwendig sein, um der Lösung eines weiteren Problems nahe zu kommen, das sich aus den Regenerationserscheinungen ergeben hat.

§ 4.

Namentlich durch Vöchtings Untersuchungen ist die Aufmerksamkeit auf die Erscheinungen gelenkt worden, die man als

Polarität

zu bezeichnen pflegt, Erscheinungen, welche sich bekanntlich am auffallendsten darin aussprechen, dafs bei Sprofsstecklingen am apikalen Ende die Sprofsbildung, am basalen Ende die Wurzelbildung gefördert ist, während sich Wurzelstecklinge umgekehrt verhalten, an Blättern aber in den typischen Fällen überhaupt keine Polarität hervortritt, sondern sowohl Wurzel- als Sprofsbildung, sofern sie überhaupt möglich sind, am basalen Ende auftreten. Am Sprofs wie bei der Wurzel kann dieselbe Geweberegion je nach ihrer Lage Spitze oder Basis werden. So z. B. an den Knollen von Corydalis, an denen wir dieselbe Region, die in der Abbildung (Fig. 3) Sprosse hervorgebracht hat, zur Wurzelbildung veranlassen können. Dasselbe Problem bietet sich ja auch bei vielen tierischen Regenerationen dar; an dem vorderen Ende eines Stückes einer Planarie wird gewöhnlich ein Kopf, am hinteren ein Schwanz regeneriert.

Für die Frage, worauf die Polarität — die ja nur ein Namen ist — eigentlich beruht, bieten sich zunächst zwei Wege zur Lösung dar: der eine besteht in einer vergleichenden Betrachtung des Vorkommens der Polarität, der andere darin, dafs man diese willkürlich zu ändern sucht.

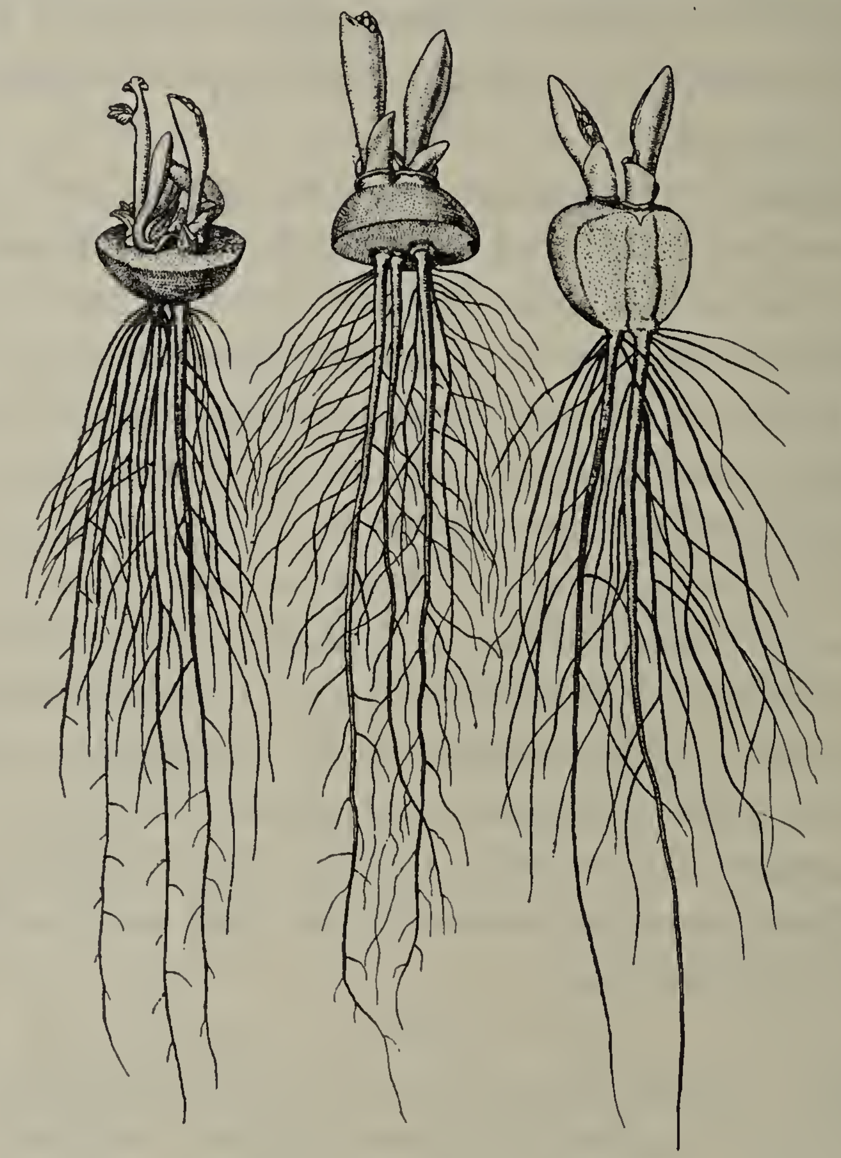


Fig. 3. Corydalis solida, Regeneration an den Knollen. Die ersten zwei Figuren von links zeigen die zwei durch einen Querschnitt abgetrennten Hälften einer Knolle, links die untere, rechts die obere. Erstere hat an den die Knolle durchziehenden Leitbündeln einige Adventivsprosse gebildet, letztere Wurzeln. Rechts eine Knolle, von der der Länge nach ein Stück abgetragen wurde; es beginnt eine Anschwellung an der Aufsenseite des Leitbündelkörpers, welche an der Basis Wurzeln gebildet hat. — Die Verstümmelung der Knollen wurde im Herbst vor dem Einpflanzen vorgenommen. Die Entwicklung der Inflorescenzen in der oberen Hälfte wurde durch Abtragung der unteren nicht gestört; auch die an der unteren Hälfte entstandenen Adventivsprosse bildeten, wenngleich schwächlich bleibende Inflorescenzen, was bei einer noch nicht im blühbaren Alter befindlichen Knolle jedenfalls nicht der Fall sein würde.

Ich möchte zunächst auf den zweiten Weg eingehen.

Wenn wir ausgehen von der keimenden Spore oder Eizelle, so wissen wir, dafs dem Keimling eine Polarität induziert werden kann entweder durch den inneren Bau der Keimzelle — bei tetraedrischen Farnsporen z. B. wird, soweit die Erfahrungen reichen, stets unterhalb

der Tetraederspitze die Spitze des Keimschlauches gebildet — oder durch seine Lage. Und da auch der innere Bau der Keimzelle durch ihre Lage ursprünglich bestimmt wird, so können wir ganz allgemein sagen, dafs die Polarität durch die Lage im weitesten Sinne induziert wird. Und zwar entscheiden dann entweder äufsere oder innere Faktoren darüber, wo der Sprofspol oder der Wurzelpol auftritt, bei Equisetum und den Eizellen mancher Fucaceen, z. B. das Licht, bei den Archegoniaten und Samenpflanzen die Lage der Eizelle innerhalb der Gametophyten. Die Frage ist nun, ob diese einmal induzierte Polarität eine dauernde ist oder nicht und wie sie die bei der Regeneration auftretenden Erscheinungen bedingt.

Dafs sie im Keimstadium geändert werden kann, hat N. J. C. Müller[1]) schon vor langer Zeit bei Pellia beobachtet. Hier wird die Spore schon im Sporogonium zu einem Zellkörper, der an seinem einen Ende die Anlage eines Rhizoids, also einen Wurzelpol zeigt, am anderen Ende entwickelt sich gewöhnlich der Thallus. Indes läfst sich auch dies Ende zur Rhizoidbildung bringen, wahrscheinlich durch Kontakt mit einem festen Körper[2]) oder wenn es dem Lichte entzogen war; der Thallus entsteht dann aus einer mittleren Region des Sporenkörpers. Die einmal induzierte Polarität ist bei den niederen ebenso wie bei den höheren Pflanzen, wenigstens soweit wir wissen, eine stabile. Denkbar ist natürlich auch, dafs Beispiele für labile Ausbildung sich finden werden, wie ja auch für die Farnprothallien bekanntlich die Dorsiventralität eine labile, für die Lebermoose, Selaginellen u. a. eine stabile ist. Indes haben, abgesehen von Bryopsis, dessen Polarität, wie Noll und Winkler gezeigt haben, labil und vom Lichteinflufs abhängig ist, da sie wenigstens bei schwachwüchsigen Exemplaren umgekehrt werden kann, die Versuche an höheren Pflanzen bis jetzt, soweit mir bekannt ist, nur wenige Fälle der Umkehrung der Polarität ergeben. So z. B. bei Circaea,[3]) die normal in der Weise polarisiert ist, dafs die orthotropen Sprosse an der Basis Ausläufer, an der Spitze Blütenstände bilden. Man kann aber, ohne sonstige Änderung der Lebensbedingungen, nur durch Verschiebung der Entwicklungsperiode, die Spitze des orthotropen Sprosses veranlassen, zu einem Ausläufer zu werden, wie er sonst

1) N. J. C. Müller, Das Wachstum des Vegetationspunktes mit dekussierter Blattstellung. Jahrb. für wissenschaftl. Botanik, 1866—1867, Bd. V pag. 257.

2) Wenigstens ist es so nach den Untersuchungen von Borge bei den Keimpflanzen von Vaucheria clavata.

3) Organographie pag. 615.

nur an der Basis auftritt. Die inneren Vorgänge, welche diese Erscheinung bedingen, sind nicht bekannt, der Fall ist aber insofern von Interesse, als er zeigt, dafs eine innere Umstimmung der Pflanze möglich ist, welche sich auch in einer Änderung der Polarität ausspricht. Sonstige Eingriffe haben meiner Ansicht nach wesentlich nur gezeigt, dafs die Äufserung der Polarität unterdrückt, nicht aber, dafs sie umgeändert werden kann.

Das bekannteste Objekt in dieser Beziehung sind wohl die Wurzeln von Taraxacum (Fig. 4). Unter gleichmäfsige Wachstums-



Fig. 4. Taraxacum officinale, Wurzelstück mit Regeneration am basalen und am apikalen Ende. Das Stück wurde mit dem apikalen Ende nach oben eingepflanzt; hier entstand der Adventivsprofs *A*. Das nach unten gekehrte basale Ende war mit einer Siegellackkappe verschlossen. Es faulte auf eine längere Strecke hin ab. Später bildete sich an dem stehenbleibenden Rest an der Basis der Adventivsprofs *B*, welcher sich nach oben krümmte.

bedingungen gebracht, zeigen sie die übliche Regenerationsanordnung. Verhindert man aber die Sprofsbildung am basalen Ende, z. B. durch eine Siegellackkappe, so erfolgt sie am apikalen; es ist offenbar dazu notwendig oder doch ein fördernder Umstand, dafs das Cambium freigelegt wird. Das vom übrigen Gewebe umschlossene Cambium bringt gewöhnlich keine Adventivsprosse hervor; dafs aber die Polarität nicht

aufgehoben ist, spricht sich schon darin aus, dafs, wenn man zwischen apikalem und basalem Ende eine Wunde anbringt, dann an dieser, nicht am apikalen Ende Sprofsbildung eintritt. Auf dasselbe scheint es mir hinauszukommen, wenn Küster beobachtet hat, dafs an Stecklingen, welche mit dem basalen Ende in Wasser stehen, die Regenerationssprosse an der apikalen an der Luft befindlichen Schnittfläche sich bilden; offenbar wird im Wasser, sei es durch ungenügende Luftversorgung, sei es aus anderen Gründen, die Sprofsbildung verhindert resp. gehemmt. Wiesner[1]) war der erste, welcher an beiderseits abgeschnittenen Taraxacum-Wurzeln bei Kultur am Licht manchmal sowohl am basalen als am apikalen Ende Sprosse erhielt und daraus auf eine Aufhebung der Polarität schlofs. Meiner Ansicht nach aber ist hier ebenso wie in dem vorher angeführten Falle die Polarität nicht aufgehoben, sondern nur nicht zum Ausdruck gekommen, weil die Beleuchtung die Wurzelbildung ungünstig, die Sprofsbildung günstig beeinflufst. So läfst sich auch bei Tubularia am basalen Ende ein Kopf erzielen, wenn das apikale in den Sand gesteckt wird, oder die Äufserung des postiven Geotropismus einer Wurzel aufheben durch positiven Hydrotropismus; ebensowenig wie hier der Geotropismus aufgehoben ist, ist auch in dem oben erörterten Falle die Polarität aufgehoben. Aufserdem ist in Betracht zu ziehen, dafs die „Tendenz“ zur Sprofsbildung an den Schnittflächen dieser Wurzelstecklinge ohnedies eine gröfsere ist als die zur Wurzelbildung, die letztere also auch leichter unterdrückt werden kann, wenn ein die Sprofsbildung begünstigender Faktor auf die basale Schnittfläche einwirkt.

Auch wenn die Knollenbildung der Kartoffel, die normal an der Basis der orthotropen Sprofse stattfindet, an die Spitze verlegt wird, wie dies in Versuchen Vöchtings geschah, wird dies ermöglicht durch Verhinderung der basalen Knollenbildung (unter Darbietung der für die Knollenbildung günstigen äufseren Bedingungen an der Spitze), und ähnliche Tatsachen liefsen sich noch in gröfserer Zahl aufführen.

Bei Weidenstecklingen hat Küster durch Zentrifugieren das Austreiben der apikalen Knospen gehemmt, bei Ribesstecklingen die Wurzelbildung durch Untertauchen in Wasser. Ebenso kann die Äufserung der Polarität natürlich unterdrückt werden dadurch, dafs die äufseren Bedingungen z. B. für Wurzelbildung an verschiedenen

---

1) Wiesner, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz, Wien 1892, pag. 112.

Stellen ungleich günstig gehoben werden. In all diesen Versuchen, auch in denen von Klebs[1]), so interessant sie sind, kann ich nicht eine Umstimmung der Polarität sehen, sondern nur den Ausdruck der Tatsache, dafs die Äufserung der Polarität zeitweilig unterdrückt sein kann. Eine dauernde Unterdrückung oder Umstimmung wäre dann nachgewiesen, wenn z. B. an einer Taraxacum-Wurzel, deren apikales Ende zur Sprofsbildung genötigt wird, nachdem man sie unter normalen Bedingungen aufs neue der Regeneration aussetzt, jetzt gleichfalls das apikale Ende das sprofsbildende wäre. Ein solcher Nachweis, der analog auch für die Sprosse gilt, ist aber bis jetzt nicht geführt.

Die Pflanzen, welche aus solchen Wurzeln entsprossen, wuchsen in meinen Kulturen kümmerlich, wie man denn ja auch an einem umgekehrten kultivierten Sprosse dieselbe Erfahrung gemacht hat. Kny[2]) kultivierte Stecklinge von Ampelopsis hederacea und Hedera Helix vier Jahre in umgekehrter Lage, ohne dadurch eine Änderung der Polarität, welche sich speziell in der Förderung des Callus am basalen Ende aussprach, zu erzielen. Die Wurzeln dürften ein günstigeres Objekt in dieser Beziehung abgeben; es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dafs durch die Einwirkung der Adventivsprosse an dem nach oben gekehrten basalen Ende auf die neu zugewachsenen Teile eine ähnliche, wenn auch begrenzte Umstimmung der Polarität sich erzielen liefse, wie die Zoologen sie an Tubularia beobachtet haben. Von zahlreichen Pflanzen, welchen die Sprofsbildung am apikalen Teile durch eine Siegellackkappe verhindert wurde, während sie an dem nach oben gekehrten basalen Teile eintrat, sind nur vier spärlich bewurzelte übrig geblieben; ihr Verhalten bei der Regeneration soll später geprüft werden.[3]) Zunächst ist festzuhalten, dafs das, was bei der Regeneration zutage tritt, der äufsere Ausdruck der Struktur (im weitesten Sinne) des Pflanzenteiles ist, an welchem die Regeneration erfolgt.

Bei den Sprossen mit periodischer Entwicklung tritt dies scheinbar besonders deutlich hervor. Man hat die Tatsache, dafs an Weiden-

---

1) Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

2) Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft 1889 pag. 201.

3) Schliefslich blieben noch zwei Pflanzen übrig. Bei beiden wurde ein Stück unter dem (nach oben gekehrt gewesenen) apikalen Pol die Wurzel abgeschnitten. Eines ging zugrunde, das andere entwickelte einen Adventivsprofs am basalen Pol, die Polarität war also nicht geändert. Indes soll später geprüft werden, ob dies bei längerer Versuchsdauer als sechs Monate nicht dennoch möglich ist.

stecklingen die apikalen Knospen die begünstigten sind, darauf zurückführen wollen, dafs sie von vornherein die besser ernährten seien, was ja schon äufserlich sichtbar ist. So plausibel das auch erscheinen mag, so ist doch nicht zu vergessen, dafs die bessere Ernährung der apikalen Knospen eben auch nur ein Ausdruck der Polarität des ganzen Sprosses ist und auch an knospenlosen Sprofsstücken wie den obenerwähnten Corydalisknollen oder Ausläuferstücken von Tussilago Farfara die Sprofsbildung an der apikalen Schnittfläche eintritt.

Auch an Sprossen aber kann von der Pflanze selbst die Äufserung der Polarität unterdrückt, ja sogar umgestimmt werden. Wir wissen z. B., dafs die daraufhin untersuchten Kurztriebe sich bei der Regeneration verhalten wie Blätter, mit denen sie ja auch physiologisch übereinstimmen. Es liefs sich experimentell an Phyllanthus zeigen [1]), dafs die Kurztriebe wenigstens an jungen Pflanzen von den Langtrieben, die eine ganz andere Blattstellung und Blattbildung haben, nicht prinzipiell verschieden sind. Sie lassen sich in diese überführen. Dafs sie sich bei der Regeneration von den Langtrieben verschieden verhalten, beruht darauf, dafs sie vorher anderen Bedingungen ausgesetzt waren. Es wurde dies mit dem begrenzten Wachstum der Kurztriebe in Verbindung gebracht.

Indes scheint mir hier mehr ein äufserliches Verhalten in den Vordergrund gestellt, wie schon daraus hervorgeht, dafs die Sprosse von Tilia und Fagus, obwohl sie begrenzten Wachstums sind, bezüglich der Polarität ihrer Seitenknospen sich ebenso verhalten wie andere mit unbegrenztem Wachstum. Hier geht bekanntlich der apikale Teil jedes Jahrestriebes zugrunde, aber die Seitenknospen zeigen nach oben hin eine Förderung. Auch bei Viburnum opulus, der bekanntlich keine geschlossenen Winterknospen bildet, sind die obersten Seitenknospen jedes Jahrestriebes viel weniger kräftig als die weiter unten stehenden, sie treiben auch vielfach im nächsten Jahre nicht aus oder doch weniger kräftig als die unter ihnen stehende Seitenknospe, sie gehören sozusagen schon dem folgenden Jahrestriebe an. Hier tritt nun auffallender als sonst, wo die Jahrestriebe voneinander durch die Knospenbildung abgetrennt sind, die Tatsache hervor, dafs die Förderung der apikalen Region zunächst zurücktritt, weil ein neuer Entwicklungsabschnitt beginnt. Für die fertilen Sprosse von Equisetum arvense wurde früher [2]) gezeigt, dafs sie, die normal keine

---

1) Organographie pag. 83 und die dort angeführte Abhandlung des Verf.

2) Goebel, Über die Fruchtsprosse der Equiseten. Ber. der Deutschen bot. Gesellsch. (1886) Bd. IV pag. 184.

Seitensprosse hervorbringen, dies aus den basalen Knoten bei der Regeneration tun können, offenbar nicht deshalb, weil sie begrenzten Wachstums sind, sondern weil durch die Blütenbildung die obere Region der Sprofsachse erschöpft ist; ganz Analoges gilt für die Inflorescenzen von Tussilago farfara und Bryophyllum. An den Tussillago-Inflorescenzen (Fig. 5) treiben, wenn man sie isoliert, ebenso wie an den fertilen Equisetum-Sprossen nur die untersten Knospen-

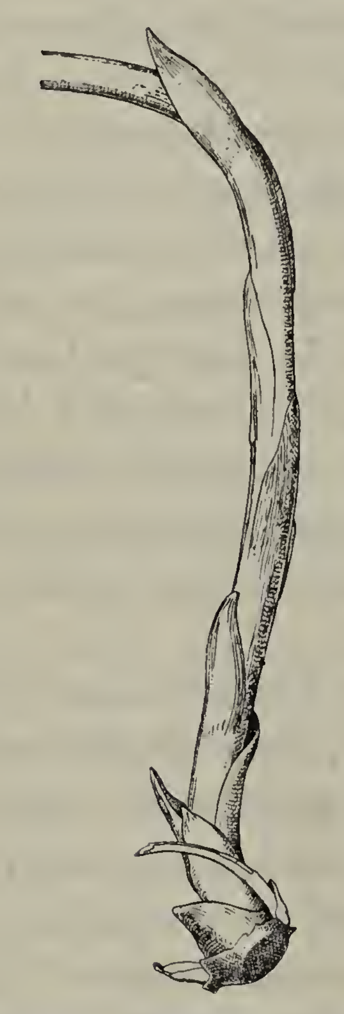


Fig. 5. Tussilago farfara. Unterer Teil eines Inflorescenzschaftes, der isoliert und in Erde gelegt wurde. Am unteren Ende haben sich zwei Sprosse gebildet (wahrscheinlich Achselsprosse der Blattschuppen).

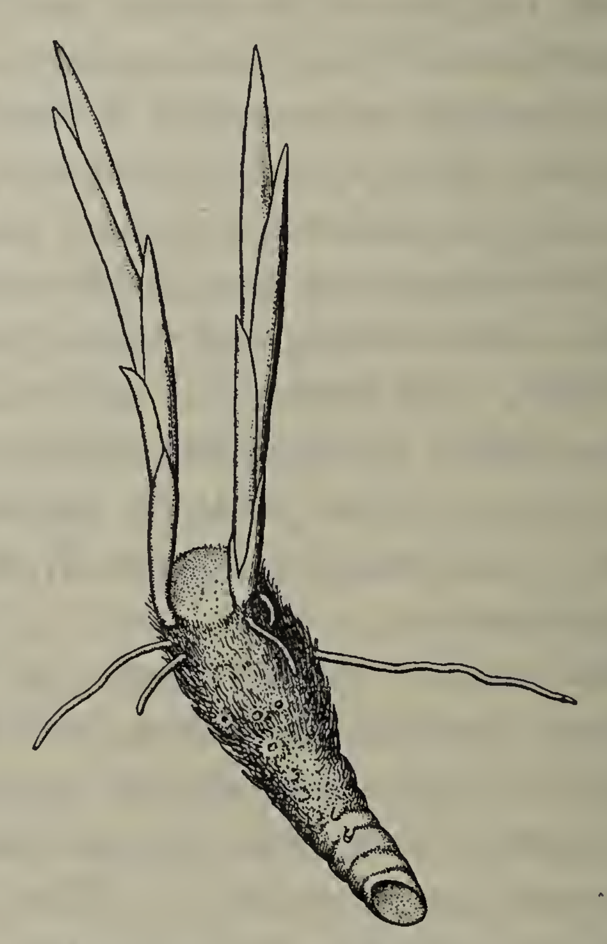


Fig. 6 (verkleinert). Rhizomstück von Iris Pseudacorus, von welchem alle Wurzeln entfernt waren. Am apikalen Ende haben zwei Seitensprossen ausgetrieben und einige wenige Wurzeln sich entwickelt. Auch an dem neu entwickelten Sprofs rechts sind zwei Wurzeln entstanden, weitere würden an ihm und dem links stehenden Sprosse in nach der Sprofsspitze fortschreitender Reihenfolge entstehen.

anlagen aus; ebenso sehen wir an den fertilen Kurztrieben von Pirus communis, dafs die oberen Seitenknospen regelmäfsig fehlschlagen, während die unteren deutlich hervortreten. Es kann also die Polarität in der Ausbildung der Seitenknospen durch frühzeitig einwirkende Faktoren geändert werden, während wir es bei abgetrennten Sprofsstücken mit solchen zu tun haben, an denen die Polarität schon stabil

induziert ist und nur in gröfserem oder kleinerem Grade gehemmt werden kann.

Dasselbe gilt auch, wenn wir das Verhalten der Wurzelbildung bei der Regeneration ins Auge fassen. Das gewöhnliche Schema, Wurzelbildung am basalen Ende des Sprosses, gilt nur dann, wenn wir Sprosse untersuchen, welche einer Pflanze entnommen sind, welche an ihrem basalen Ende ein Wurzelsystem besitzt. Dies ist aber bekanntlich keineswegs immer der Fall. Es gibt auch Sprosse, bei denen die Wurzelbildung nach dem apikalen Ende hin gerichtet ist, also in ihrer Entwicklungsrichtung mit der der Sprosse übereinstimmt. Dies ist der Fall bei einer Anzahl von Pflanzen mit Rhizomen, z. B. Iris, Majanthemum bifolium, etwas weniger scharf ausgesprochen auch z. B. bei Tussilago farfara. Schneidet man ein Stück eines Iris-Rhizomes (Fig. 6) heraus und entfernt alle Wurzeln, so sieht man, dafs die apikalen Seitenknospen des Stückes austreiben, aber keineswegs etwa Wurzeln am basalen Ende entstehen. Vielmehr treten, wenn am alten Sprofsstück überhaupt Wurzeln sich bilden, diese am apikalen Ende auf vor allem aber an den neu austreibenden Sprossen in akropetaler Richtung. Ähnlich verhielten sich Majanthemum und Tussilago, wobei zu berücksichtigen ist, dafs die Wurzelbildung hier ganz oder vorzugsweise an den Knoten erfolgt.

Den Satz, dafs bei der Regeneration nur die im unverletzten Pflanzenkörper vorhandene Entwicklungsrichtung zutage tritt, betrachte ich als einen so wichtigen, dafs ich ihn noch mit einigen anderen Beispielen erläutern möchte, einerseits an den Knollen der Dioscoreen, andererseits an den Wurzelträgern der Selaginellen. Diese beiden Organe sind, wie hier nicht näher ausgeführt werden kann, weder Wurzeln noch Sprosse, sie sind „sui generis".

Die Knollen der Dioscoreen sind[1]) äufserlich ungemein verschieden, bald wurzelähnlich, positiv geotropisch nach abwärts wachsend, wie die von D. Batatas u. a., bald flache kuchenförmige, transversal geotropische dorsiventrale Gebilde, wie die von D. sinuata, bald kürbisähnliche unterirdische oder oberirdische Knollen. Alle diese Gebilde dienen teils als Reservestoffbehälter, teils als Wurzelträger. Die Wurzeln entstehen bei D. sinuata in nach dem weiterwachsenden Rand fortschreitender Reihenfolge. Schneidet man ein Stück der Knolle heraus, so bildet es Adventivsprosse am hinteren, Wurzeln

1) Vgl. die inzwischen in demselben Bande dieser Zeitschrift veröffentlichte Abhandlung des Verf.: Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen (Flora 95. Bd. pag. 167 ff.).

am vorderen Ende. Dafs es dabei nur ankommt auf die Richtung, in welcher normal die Organbildung vor sich geht, zeigt die Tatsache, dafs bei Testudinaria die Sprosse am oberen Ende entstehen, wenn ein Stück der Knolle hier entfernt wird. Es entstehen Sprosse also an diesen Organen stets an dem dem ursprünglichen Sprofs zugekehrten Ende, Wurzeln an dem ihm abgekehrten, doch ist die Wurzelbildung meist eine wenig ausgiebige. Die Knollen von Dioscorea Batatas, welche mit der Sprofsachse im Zusammenhang bleiben, regenerieren leicht ihre Spitze, oder wenn ein gröfserer Teil entfernt wird, bilden sich kleine Knollen. Die Wurzelträger von Selaginella sind mit einem beträchtlichen Regenerationsvermögen ausgestattet. Entfernt man die Spitze, so bildet sich ein Callus, in welchem Wurzeln angelegt werden, die sofort sich entwickeln. Die Anlegung der Wurzeln erfolgt am Wurzelträger ja normal an der Spitze. Diese akropetale Tendenz wird auch bei der Regeneration beibehalten. Von den beblätterten Selaginellasprossen nahm man bisher an, dafs sie die Fähigkeit, Wurzeln direkt aus der Sprofsachse zu bilden, nicht besitzen. Indes bilden junge Selaginellasprosse, an denen die Wurzelträgeranlagen noch weit zurück sind, wenn sie abgeschitten werden, an der Basis aus dem Centralcylinder einen Callus, in welchem Wurzeln entstehen. Wir sehen, dafs Wurzelträger und beblätterte Sprosse in bezug auf die Bewurzelung umgekehrt polarisiert sind, entsprechend der normalen Entwicklungsrichtung. Wo eine solche nicht besteht, braucht auch bei der Regeneration keine Polarität aufzutreten. So ist bei den normal unverzweigt bleibenden Wurzeln von Ophioglossum pedunculosum bei der Regeneration keine Polarität nachzuweisen. Hier ist eben schon an der unverletzten Wurzel die Bildung der Seitenwurzeln keine in gesetzmäfsiger Weise fortschreitende, vielmehr treten Seitenwurzeln hier normal überhaupt nicht auf. Die Begünstigung der Wurzelbildung in basaler, der Sprofsbildung in apikaler Richtung am Sprosse aber dürfte, wie im Anschlufs an ältere ähnliche Anschauungen ausgeführt wurde, am wahrscheinlichsten auf Ernährungsbedingungen zurückzuführen sein. Dafür sprechen namentlich auch die interessanten Angaben Lindemuths, wonach die Blütensprosse der Lilien, welche keine Samen ansetzen, Adventivsprosse am basalen Ende, die der Hyazinthen, welche Samen ansetzen, am apikalen Ende entstehen, ferner die von Wakker, wonach die Adventivsprosse an den Internodien der knollenbildenden Begonia discolor an der Basis entstehen. Ebenso sehen wir bei dem Sprofs von Colchicum autumnale, welcher an der Basis einen Reservestoffbehälter, die Knolle, hat, auch

die basale Knospe gefördert.[1]) Mit anderen Worten, die Polarität bei der Regeneration von Sprossen und Wurzeln ist nach der hier vertretenen Anschauung der Ausdruck der in den Pflanzen vorhandenen Baustoffverteilung. Sobald ein Sprofspol und ein Wurzelpol induziert sind, verteilen sich, da diese als Anziehungscentren wirken, auch die Baumaterialien so und werden die Leitungsbahnen so ausgebildet, dafs gegen den Sprofspol hin die für die Sprofsbildung erforderlichen, gegen den Wurzelpol hin die für die Wurzelbildung geeigneten überwiegen. Dies scheint mir wenigstens derzeit die einfachste Umschreibung der Tatsachen zu sein, und auch Morgan[2]) kommt für Tubularia — obwohl er meint, seine Ansicht sei von der unter anderem auch von mir vertretenen fundamental verschieden — neuerdings zu der Ansicht „polarity is only a name for the gradation of the material and on this at a basis the formative changes are carried out". Nur wendet er sich scharf gegen die Annahme, dafs die Verteilung des Materials durch eine Wanderung bedingt sei, während meiner Auffassung nach gerade bei Pflanzen kein Zweifel daran sein kann, dafs die Wanderung und ihre Richtung und damit die polare Ausbildung des hinter den Vegetationspunkten liegenden Gewebes durch die Vegetationspunkte bestimmt ist. Es braucht kaum bemerkt zu werden, dafs damit nicht etwa eine Lösung des Polaritätsproblems gegeben sein soll, sondern nur eine Richtung bezeichnet wird, in der sich weitere Untersuchungen bewegen können. Vielleicht wird die hier vertretene Auffassung am deutlichsten durch eine hypothetische Betrachtung einer einzelnen Zelle. Nehmen wir der Einfachheit halber an, in dieser erfolge der Stofftransport durch zirkulierende Protoplasmaströmungen, so würde dieser nach unserer Annahme mehr für die Sprofsbildung geeignetes Material nach dem apikalen, mehr für die Wurzelbildung geeignetes nach dem basalen Teile der Zelle schaffen und die Zelle dadurch „polarisiert" erscheinen; von diesem Material bleibt aber nur ein kleiner Teil liegen, der gröfsere wandert weiter und wird um so mehr magaziniert, je mehr die betreffenden Zellen der apikalen oder der basalen Region genähert sind. Der Protoplasmakörper der Zelle aber ist so beschaffen, dafs die Stoffwanderung nur jeweils in bestimmter Richtung vor sich geht, welche

---

1) An der Knolle, welche ein angeschwollenes Internodium darstellt, sitzen zwei Seitenknospen, die basale ist stets gefördert, die apikale entwickelt sich sehr häufig überhaupt nicht weiter.

2) P. H. Morgan, An attempt to analyze the phenomen of polarity in Tubularia. The journal of experimental zoology, Baltimore 1904, Vol. I No. 4.

ihm durch seine Lage induziert ist. Eine derartige Annahme würde auch die von Vöchting bei seinen Transplantationsversuchen bei inverser Lage der überpflanzten Gewebestücke beobachteten Störungen verständlich erscheinen lassen und das schlechte Gedeihen bei der Wurzelregeneration von Taraxacum invers entstandener Sprosse wäre eine Hungererscheinung, welche auf dasselbe Verhalten zurückzuführen wäre.

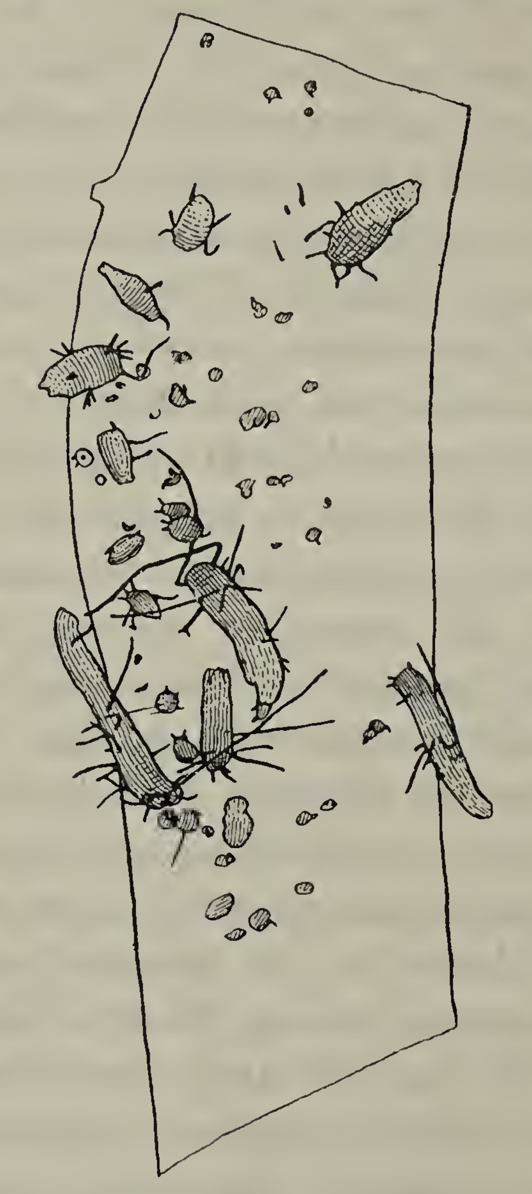


Fig. 7. Von der Mittelrippe isolierter Thallusflügel von Blyttia Lyellii. An ihm sind eine gröfsere Anzahl von Adventivsprossen verschiedener Gröfse entstanden, während an einem mit Mittelrippe versehenen Thallusstück die Adventivsprosse am apikalen Teile der Mittelrippe zu entstehen pflegen. Das Verhalten ist also dasselbe wie das früher für Fegatella geschilderte (Biolog. Centralblatt Bd. XXII pag. 499). Die dort gemachten Angaben wurden neuerdings von Bolleter (Fegatella conica in Beih. zum Botan. Centralblatt Bd. XVIII 1905) bestätigt.

Für die Blätter hat sich ein ziemlich verschiedenes Verhalten herausgestellt. Die Blätter der Lebermoose, sowie isolierte Randteile des Thallus thalloser Formen zeigen, soweit sie untersucht sind, Adventivsprosse in regelloser Verteilung ohne Bevorzugung einer bestimmten Stelle (Fig. 7); ebenso verhalten sich einige Phanerogamenblätter, wie die von Utricularia peltata, die meisten aber haben die Neubildungen an der Basis. Die Blätter zweier Utricularia-Arten, Utr. montana und Utr. longifolia, sind bis jetzt die einzigen,[1]) welche an der Spitze nach der Abtrennung Sprosse hervorbringen. Da diese Blätter durch ein Spitzenwachstum ausgezeichnet sind, wie es unter den Blättern der Phanerogamen nur vereinzelt vorkommt, so liegt es nahe anzunehmen, dafs damit die eigenartige Polarität in Beziehung steht, d. h. dafs die Spitze den embryonalen Charakter und damit die Regenerationsfähigkeit am längsten behält, während bei den interkalar wachsenden Blättern die jüngste Zone an der Blattbasis liegen würde.

1) Goebel, Über Regeneration bei Utricularia. Flora 1904.

Aufserdem tritt bei den Blättern eine Beziehung zu den Leitungsbahnen, den Blattleitbündeln deutlich hervor, die Aventivsprosse stehen vorzugsweise über diesen. Es kann bis jetzt nicht mit Sicherheit gesagt werden, ob dies darin begründet ist, dafs die Leitbündel eine direkte Zufuhr von Baumaterialien ermöglichen, oder dafs sie die Reizleitungsbahnen darstellen, oder darin, dafs das Gewebe oberhalb der Leitbündel speziell die Epidermis weniger differenziert, also mehr embryonal ist als an anderen Stellen. Tatsächlich sehen wir ja, dafs hier z. B. die Bildung der Spaltöffnungen unterbleibt, die Differenzierung also weniger weit fortschreitet als sonst an der Epidermis. Indes spricht eine Anzahl von Tatsachen dafür, dafs die Blattnerven in ihrer Eigenschaft als Leitungsbahnen in Betracht kommen, so namentlich die, dafs eine Unterbrechung derselben bei Begonia und vielen anderen Blättern zur Hervorrufung von Adventivsprossen genügt. Wir haben offenbar zweierlei Arten von Blättern zu unterscheiden: solche, bei denen das Regenerationsvermögen auf bestimmte Stellen begrenzt ist, wie Utricularia u. a., und solche, bei denen das nicht der Fall ist; natürlich kann es Kombinationen und Übergänge zwischen diesen Formen geben. Die ersteren verhalten sich gewissermafsen wie Sprofsstücke mit Vegetationspunkten. Wenn diese Sprofsstücke isoliert werden, treiben zunächst die Vegetationspunkte aus, und vielfach sind die vegetationspunktlosen Sprofsstücke wenigstens nach den bis jetzt angewandten Untersuchungsmethoden überhaupt nicht regenerationsfähig oder bilden nur Wurzeln. Ebenso bilden also Blätter mit lokal bevorzugten, den embryonalen Charakter weniger als andere verlierende Stellen an diesen Adventivknospen, sei es abgelöst oder im Zusammenhang mit der Pflanze.

Die Bevorzugung der Basis an Blättern mit nicht lokal verteilter Regenerationsfähigkeit aber hängt nach der eben angedeuteten Auffassung damit zusammen, dafs in den Blättern normal eine Wanderung der Baustoffe in basipetaler Richtung stattfindet. Der ganze Bau der Leitungsbahnen ist ja auch ein in basipetaler Richtung geförderter; dafs hier ein „Strom" resp. eine Vielzahl von Strömen in basipetaler Richtung stattfindet, wird wohl von niemand bezweifelt, und direkt wahrnehmbar ist diese Erscheinung bei Siphoneen.

Interessant ist namentlich auch das von Janse neuerdings genauer untersuchte Verhalten von Caulerpa.[1]) Hier finden sich am

---

1) Janse, An investigation on polarity and organ-formation with Caulerpa prolifera. (Kon. Akademie van Wetenschapen te Amsterdam, Jan. 25 1905.) Auf die neueren Untersuchungen und Anschauungen über das Zustandekommen der Polarität bei der Regeneration nimmt der Verf. keine Rücksicht.

unverletzten Blatt in basipetaler Richtung verlaufende chlorophyllführende Protoplasmaströme. An abgeschnittenen Blättern bilden sich farblose Plasmaströmungen, die „embryonales“ Plasma an der Basis anhäufen und hier die Vorbedingung für die Bildung neuer Rhizome und Wurzeln schaffen. Denken wir uns statt der Plasmaströme Blattnerven, so erhalten wir ganz analoge Erscheinungen, auf die schon früher hingewiesen wurde. Auch in ihnen verläuft ein absteigender Strom, welcher bedingt, dafs die Neubildungen an der Basis auftreten.

Die Regenerationserscheinungen sind auch vom Zweckmäfsigkeitsstandpunkte aus betrachtet worden; man hat sie aufgefafst als vorteilhafte, im Kampf ums Dasein erworbene oder fixierte Reaktionen. Ohne Zweifel ist es für die Weiterexistenz eines Taraxacum vorteilhaft, dafs, wenn der Sprofsteil entfernt oder das Wurzelende abgefressen wurde, ein Ersatz gerade an den Stellen stattfindet, an welchen die neugebildeten Organe am leichtesten die Gesamtform der Pflanze wiederherstellen können. Aber man wird nicht sagen können, dafs bei Pflanzen gerade die Teile, welche am leichtesten beschädigt werden, durch ein besonders grofses Regenerationsvermögen sich auszeichnen. Das embryonale Gewebe an der Spitze eines Farnblattes z. B. ist durch die Einrollung der Wedel aufserordentlich gut geschützt. Beschädigungen, welche dies Gewebe etwa mehr als andere Teile des Blattes träfen, sind so gut wie ausgeschlossen, trotzdem zeichnet es sich, wie wir an einem Beispiel sahen, durch eine bedeutende Regenerationsfähigkeit aus. Diese Regenerationsfähigkeit kann ebensowenig wie die der Kristalle im Kampf ums Dasein erworben oder gesteigert sein. Die Blätter von sukkulenten Pflanzen wie Gasteria, die niemals abfallen und auch durch mechanische Einwirkungen in der Natur wohl kaum je von der Pflanze getrennt werden, sind gleichfalls durch besonders rasche und ergiebige Regeneration ausgezeichnet; dasselbe gilt auch von einigen zartblätterigen Pflanzen, wie z. B. Urtica dioïca. Selbst wenn wir annehmen, dafs die Blätter irgendwie von der Pflanze getrennt werden, würde sie ihr Bewurzelungsvermögen nichts nützen, da sie einmal in 99 von 100 Fällen zugrunde gehen würden, ehe sie sich bewurzeln können, und zudem würde, selbst wenn sie sich bewurzeln, das ohne Nutzen sein, da Sprofsbildung bis jetzt nicht beobachtet werden konnte. Derartige Fähigkeiten können also nicht durch natürliche Zuchtwahl erworben sein, sie sind in der Organisation der betreffenden Pflanzen begründet. Das schliefst nicht aus, dafs sie unter Umständen von Vorteil sind, wie denn z. B. die leicht sich ablösenden und an der Basis Sprosse erzeugenden Blätter von Sedum

Stahlii oder die Teilblättchen von Zamioculcas ein ausgiebiges vegetatives Vermehrungsmittel darstellen. Und ebenso läfst der Besitz von embryonalem, leicht bei Verletzungen in Tätigkeit tretendem Gewebe uns, wie früher hervorgehoben, verständlich erscheinen, dafs eine Restitution bei Pflanzen meist nicht eintritt.

Hier wie überall aber haben die teleologischen Erwägungen zurückzutreten hinter den kausalen. Dafs man bei diesen über vorläufige Orientierungsversuche noch nicht hinausgelangt ist, kann nicht wundernehmen, denn auf vielen anderen Gebieten der Biologie steht es ebenso. Gerade die theoretischen Anschauungen aber, zu welchen die Untersuchungen über Regeneration Anlafs gegeben haben, sind teilweise zum Gegenstand recht energischer Angriffe gemacht worden; es braucht nur an die Debatten über die Sachs'sche Theorie über Stoff und Form erinnert zu werden. Meiner Ansicht nach hat der Streit darüber nicht viel Bedeutung. Denn einerseits wird jeder Einsichtige sich von vornherein des Wortes erinnern: „Theorien sind gewöhnlich Übereilungen eines ungeduldigen Verstandes, der die Phänomene gerne los sein möchte und an ihrer Stelle deswegen Bilder, Begriffe, ja oft nur Worte einschiebt.“ [1]) Andererseits besteht der Nutzen dieser Bilder und Begriffe darin, dafs sie eine bestimmte Fragestellung für die weitere experimentelle Untersuchung ermöglichen. Ist dies nicht der Fall oder erweist sich die Fragestellung als unrichtig, so fällt damit die Theorie von selbst. Wozu also der Streit? Viel wichtiger wird es sein, den „Phänomenen“ (um mit Goethe zu reden) mit besseren Untersuchungsmethoden als sie bis jetzt angewandt wurden, nachzugehen und über die Leichen der alten Theorien hinweg zu solchen zu gelangen, die es ermöglichen, die Sturmleitern an den Mauern der Burg, in welcher die Rätsel des Lebens unserer Wifsbegier zu spotten scheinen, langsam aber stetig weiter emporzuschieben.

---

1) Goethe, Sprüche in Prosa.

Zur Kenntnis der zur Gruppe der Tuberkelbazillen gehörenden säurefesten Mikroorganismen.

(Aus dem hygienischen Institut der Kgl. Universität Berlin und aus dem hygienischen Institut der Universität Zürich.)

Von **Stephanie Rosenblat.**

Die Entdeckung der Tuberkelbazillen ähnlichen Mikroorganismen gehört unzweifelhaft zu den interessantesten und wichtigsten Errungenschaften der Bakteriologie. Die Gruppe der sog. „Säurefesten" beschäftigt seit Jahren viele Forscher. Die Mehrzahl der Arbeiten behandelt jedoch die erwähnten Mikroorganismen hauptsächlich von dem medizinisch-bakteriologischen Standpunkte aus, d. h. mit Rücksicht auf ihre pathogenen Eigenschaften, ihr Verhältnis zu den echten Tuberkelbazillen [1]), ihre eventuellen immunisierenden Eigenschaften gegenüber der Säugetiertuberkulose usw. Aufser diesem sozusagen mehr praktischem Interesse liefert die Untersuchung der „Säurefesten" dem Bakteriologen reiches und günstiges Material für rein wissenschaftliche Zwecke. Manche der Säurefesten eignen sich dank ihren verhältnismäfsig gröfseren Dimensionen und günstigen Züchtungsbedingungen besonders zu morphologischen und biologischen Studien; die Resultate können dann über ähnliche Verhältnisse bei den übrigen Bakterien manchen Aufschlufs geben. Einige lassen sich auf Grund verschiedener Eigenschaften als Übergangsformen zu den im System höher oder niedriger stehenden Pflanzenorganismen erkennen. In Anbetracht der vielen Analogieen verschiedener Formen, des grofsen Pleomorphismus und der zahlreichen Übergangsformen schien es angezeigt, die Gruppe der säurefesten Mikroorganismen zu erforschen und zu versuchen, in dieser Gruppe nach ihren morphologischen und kulturellen Merkmalen Arten und Varietäten zu unterscheiden.

Gegenwärtig ist der Stand dieser Frage folgender. Nach de Vries beruht der Begriff Varietät auf dem Satze, „dafs auf ein einziges Merkmal keine Art gebildet werden sollte". Die Arten müssen sich in allen oder in der Mehrzahl ihrer dem Beobachter als wesentlich erscheinenden Eigenschaften — abgesehen von den Gat-

1) Ich gebrauche öfters den hergebrachten Namen Bazillus anstatt des richtigeren Bakterium einfach um die Formen zu benennen, ohne über ihre systematische Stellung dadurch irgend etwas aussagen zu wollen.

tungsmerkmalen — unterscheiden. Der Besitz eines differenten Merkmals oder das Fehlen einer Eigenschaft, das nur auf Latenz derselben beruht, kann die Annahme einer besonderen Art nicht rechtfertigen. Wenn aber zwei Formen in ihren charakteristischen primären Merkmalen nicht wesentlich voneinander abweichen (mithin sich nur in ihren sekundären Eigenschaften unterscheiden), müssen wir sie als zwei Varietäten einer Art auffassen. Diese Definition ist nicht präzise gefafst, so dafs man mitunter im Zweifel sein könnte, ob man bestimmte Formen als Varietäten einer Art oder als selbständige Arten betrachten soll. Dies erscheint aber natürlich, wenn man bedenkt, dafs manche Formen in ihrem individuellen Verhalten starken Schwankungen unterworfen sind, so dafs der Grad ihrer Zusammengehörigkeit nicht leicht scharf zu begrenzen ist.

Wir sind auf diesen Gegenstand etwas näher eingegangen, da wir im folgenden wiederholt die Frage werden zu beantworten haben, ob wir in speziellen Fällen es mit Arten oder mit Varietäten zu tun haben.

Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag zur Kenntnis des morphologischen und biologischen Verhaltens sowie der systematischen Stellung der säurefesten Mikroorganismen bilden.

Der Übersichtlichkeit wegen wollen wir mit einer kurzen Beschreibung der einzelnen in Betracht kommenden Formen beginnen, um nachher zur Erklärung des morphologischen Baues, der biologischen Verhältnisse sowie der allgemeinen Schilderung der ganzen Gruppe überzugehen. Es wurden im ganzen 16 verschiedene Stämme untersucht, darunter sowohl obligate Parasiten als auch fakultative Saprophyten. Indem sich die verschiedenen Stämme den gleichen Züchtungsbedingungen anpassen, müssen sich die durch die natürliche Lebensweise bedingten Differenzen bis zu einem gewissen Grade verwischen, so dafs ihre wesentlichen charakteristischen Eigenschaften um so stärker hervortreten. Die Stämme gestatten so eher ihre Zusammengehörigkeit zu erkennen.

Die in Betracht kommenden Stämme sind:

Tuberkelbazillen — aus mit Sputum geimpften Meerschweinchen isoliert.
Rindertuberkulosebazillen — vom kaiserlichen Gesundheitsamte.
Geflügeltuberkulosebazillen — aus einer mit Geflügeltuberk. geimpften Taube isoliert.

Leprabazillus
Timotheebazillus
Pseudotbbaz. Petri
Smegmabazillus
} vom hygienischen Institut Berlin.

Blindschleichentubbaz. } von dem bakteriologischen Laboratorium in Belzig
Grasbazillus II

5 Stämme Tobler
Korn I } vom hygienischen Institut Zürich.
Mistbazillus

Alle Stämme wurden stets unter gleichen Bedingungen, d. h. bei denselben Temperaturen und auf denselben Nährböden gezüchtet. Bei dem Vergleich kamen nur gleich alte Kulturen in Betracht. Es ist unter anderem nach langen Versuchen gelungen, für einige Stämme ein Wachstum bei Temperaturen zu erzielen, die unterhalb oder oberhalb des bis jetzt angenommenen Temperaturoptimums liegen. Bei der Untersuchung der morphologischen Eigenschaften kamen hauptsächlich das Aussehen und die Gröfse der einzelnen Formen, ihre Verzweigungen, Färbung und Säurefestigkeit in Betracht. Eingehender wurden die Fortpflanzungserscheinungen studiert. Hier sind die Resultate insofern von Wichtigkeit, als sie vielleicht zur Klärung der verschiedenen auf diesem Gebiete herrschenden Ansichten beitragen können. Unter anderem wurde auch die Kernfrage gestreift. Wir wollen diese Punkte im zweiten Teil dieser Arbeit eingehender besprechen; im folgenden mögen zunächst die einzelnen Formen kurz charakterisiert werden.

Für die Züchtung verwendete ich verschiedene feste uud flüssige Nährböden. Diese sind: Blutserum nach Löffler; Blutserumglyzerinbouillon nach v. Behring (geronnenes Blutserum mit Zusatz von 3 % Glyzerinbouillon). Ferner: Serum mit Proskauers Nährsalzen versetzt, Hirnagar, 5—6 % Glyzerinagar, gewöhnlicher Agar, Hesse'scher Nährboden, Gelatine, sauere und neutrale Glyzerinbouillon. Von den pflanzlichen Nährböden kamen Kartoffeln und Mohrrüben in Betracht. Die Kartoffelkeile wurden nach den verschiedenen Methoden hergestellt. 1. mit 10 % Glyzerinwasser, 2. mit 10 % Glyzerinbouillon, 3. nach von Behring (die Kartoffeln wurden mit 10 % Glyzerinbouillon getränkt, in Röhrchen gebracht und mit 6 % Glyzerinbouillon übergossen). Die Mohrrüben wurden desgleichen mit 10 % Glyzerinwasser oder mit 10 % Glyzerinbouillon versetzt. Es wurden auch alkalisch und sauer oder neutral reagirende Kartoffelnährböden hergestellt.

Für den Nachweis der Säure- oder Alkalibildung verschiedener Kulturen verwendete ich Lakmusbouillon, Lakmustraubenzuckerbouillon und Lakmusmilchzuckerbouillon.

Zur Ermittelung der reduzierenden und phosphorescierenden

Eigenschaften kamen als Nährböden Neutralrotzuckeragar und Neutralrotgelatine zur Verwendung.

Die meisten Kulturen wurden bei verschiedenen Temperaturen gezüchtet: 22° C., 28° C., 37° C. und 42° C. In allen Fällen, wo die Bruttemperatur nicht besonders genannt ist, beträgt diese 37° C. Um die Kulturen vor dem Austrocknen zu schützen, habe ich die Reagenzröhrchen mit Gummikappen überzogen oder mit Siegellack abgeschlossen.

Die Kulturen wurden, so lange sie lebensfähig waren (etwa 10 bis 12 Wochen) täglich untersucht.

Die für die Ausprüfung der Säurefestigkeit verwendeten Methoden sind: nach Ehrlich, Ziehl-Neelsen, Günther.

Die Methoden habe ich in folgender Weise angewendet:

Verfahren nach Ehrlich:

1. Färben in Anilinwasserfuchsin einige Minuten in dampfender Lösung;
2. Abspülen und Entfärben in 25 % HNO_3 eine bis mehrere Minuten;
3. Abspülen in 70 % Alkohol bis kein Farbstoff mehr abgegeben wird;
4. Nachfärbung (einige Minuten) mit Methylenblau.

Nach Ziehl-Neelsen:

1. Färbung in Karbolfuchsin über der Flamme 3 bis 5 Minuten;
2. Abspülen in H_2O;
3. Entfärben (10 Sekunden) in 5 % H_2SO_4 oder in 15 % HNO_3;
4. Abspülen in 70 % Alkohol, bis das Präparat farblos wird;
5. Nachfärben in Löffler'scher Methylenblaulösung 1½ bis 2 Min.

Nach Günther:

1. Färben mit Ehrlich'scher Anilinwasserfuchsinlösung oder mit Karbolfuchsin unter Aufkochen;
2. Entfärben (eine bis einige Minuten) in 3 % HCl enthaltendem Alk. abs.;
3. Nachfärben mit Methylenblaulösung.

Für die mikroskopische Untersuchung habe ich vorwiegend ein Mikroskop, System Zeifs mit Ölimmersion und Okular 4, oder Apochrom.-Immersion und Kompensationsokulare 4 und 8 (für Kernstudien) benutzt. Das Mikroskop Zeifs konnte ich nicht die ganze Zeit zu meiner Verfügung haben und war daher genötigt, mich eines anderen von Winkel mit Ölimmersion und Okular 4 zu bedienen.

Abschnitt I. Morphologisches und kulturelles Verhalten einzelner Stämme.

Wir wollen mit der Betrachtung der Tuberkelbazillen, als der bekanntesten, beginnen.

Tuberkelbazillus.

Mikroskopisches Aussehen.

Die Tuberkelbazillen zeigen sich in jungen Kulturen als feine Stäbchen von 1,6 bis 8,4 μ Länge. Sie sind gewöhnlich nicht ganz gerade gestreckt, zeigen vielmehr schwache Biegungen. Die Individuen nehmen häufig die typische Winkelstellung oder parallele Gruppierung an. Eigenbeweglichkeit fehlt. Nur selten sind die Stäbchen homogen gebaut; die etwas älteren Formen besitzen die längst bekannten endständigen Keulen und kolbige Anschwellungen, auch sieht man den Inhalt der Zelle in mehrere ungleich grofse Abschnitte zerfallen. Nicht selten kommt es zu fadenähnlichen Bildungen mit einfachen oder mehrfachen Verzweigungen. Das letztere findet häufig bei den älteren, aber noch wachstumsfähigen und kräftigen Kulturen statt. Um die Verzweigungen zu veranlassen sind unter Umständen besondere kulturelle Bedingungen, wie z. B. günstige Nährböden, nötig. Als bestes Material hat sich in diesem Falle die Kartoffel erwiesen. Auf diese Tatsachen werde ich bei der allgemeinen Besprechung der morphologischen und biologischen Eigenschaften noch näher eingehen.

Als die günstigsten Nährböden für die Züchtung der Tuberkelbazillen haben sich Hirnagar und Kartoffeln, und zwar die mit 10proz. Glyzerinwasser, wie auch die nach v. Behring hergestellten Kartoffelkeile erwiesen. Weniger gute Resultate habe ich mit Kartoffelnährböden mit 10proz. Glyzerinbouillon erhalten; vielleicht ist hier die Ansammlung von Peptonen für das Gedeihen der Mikroorganismen schädlich. Auf allen sonst verwendeten Nährböden konnte Wachstum erzielt werden; sehr dürftig war es nur auf Mohrrüben.

Aussehen der Kulturen.

Bei 37—38 ^{0} C. erscheinen auf festen Nährböden mikroskopisch bereits nach 5—6, makroskopisch erst nach 10—14 Tagen wahrnehmbare kleine bläschenförmige, grau-weifse oder gelblich-weifse Gebilde, die dann zu trockenen, auf der Oberfläche des Nährbodens lose aufliegenden Schüppchen von starrer, brüchiger Konsistenz werden. Was die Entwicklung der Kolonieen anbetrifft, so läfst sich sowohl Höhen- als auch Dickenwachstum bemerken. Das übertragene Material ver-

gröfserte sich hauptsächlich dadurch, dafs auf seiner Oberfläche sich kleine ovale oder runde Körnchen, die sich neben- und übereinander legen, bilden. In älteren Kulturen sieht man auf der Oberfläche des Nährbodens voluminöse wasserförmige Wucherungen.

Nicht immer jedoch haben die Tuberkelbazillenkulturen das typische schuppig-trockene Aussehen. So habe ich unter anderen zwei Glyzerinagarkulturen bekommen, die eine weichere, stellenweise fast schmierige Konsistenz zeigten. Sie waren nicht auf bestimmte Partieen des Nährbodens begrenzt und bildeten einen einheitlichen ausgedehnten weifsen Belag, der demjenigen der Geflügeltuberkulosebazillen täuschend ähnlich aussah.

Auf Glyzerinbouillon wie überhaupt auf flüssigen Nährböden entwickelt sich der Tuberkelbazillus, seinem starken Sauerstoffbedürfnis entsprechend, nur auf der Oberfläche; er bildet dicke, faltige Häute. Die beschriebenen Erscheinungen stellen das Wachstumsbild bei 37—38° C. dar. Bei 42° C. ist das Wachstum dürftiger. Bei 28° C. gelang es erst nach lange fortgesetzten Überimpfungen die Tuberkelbazillen auf Kartoffeln (mit 10proz. Glyzerinwasser und nach v. Behring) zum Wachstum zu bringen. Auch bei dieser Temperatur besafsen die Kulturen dasselbe typische schuppige Aussehen. — Die Farbe der Kulturen wechselt stark mit den Wachstumsbedingungen. Auf diesen Punkt werde ich im biologischen Teil dieser Arbeit besonders zurückkommen. Die Kulturen erscheinen weifs-grau oder gelblichweifs, in anderen Fällen aber orangegelb oder rötlich.

Der Geruch der Kulturen, besonders der älteren und der üppig gewachsenen, ist sehr fein: er erinnert an Heliotropium.

Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzung.

Die Kulturen wurden während einer Stunde auf 50° C. erhitzt und wurden in einigen Fällen nicht abgetötet.

Rindertuberkulosebazillus.

Mikroskopisches Aussehen.

Der Erreger der Rindertuberkulose sieht mikroskopisch den menschlichen Tuberkelbazillen ähnlich, nur sind die Stäbchen im allgemeinen etwas plumper, auch scheinen die Keulen und Kolben häufiger vorzukommen. In älteren Kulturen verwischt sich der Unterschied sehr häufig.

Von einer Bouillonkultur wurden Kartoffel-, Glyzerinagar- und Serumkulturen angelegt. Am zweiten Tage hat das übertragene

Material bei allen Kulturen bei 37° C. eine gelblich-orange und bei 28° C. eine dunkel-orange Farbe angenommen. Nach einigen Tagen trat in beiden Fällen die ursprüngliche weiſs-gelbliche Färbung wieder auf.

Aussehen der Kulturen.

Aussehen der Kulturen bei 37° C.

Kartoffelkulturen: Belag gelblich-weiſs, feucht bis feucht glänzend, aus kleineren und gröſseren Knötchen bestehend.

Glyzerinagarstrich: Sehr an Tuberkelbazillen erinnernder trockener in die Höhe wachsender grau-weiſser Belag. Im Kondenswasser schwacher Bodensatz.

Serum. Zunächst kleine weiſse Körnchen, die dann zu einem weiſsen, stellenweise glänzenden Belag konfluieren. Auf der Oberfläche des Kondenswassers eine Haut, die auf der Glaswand emporsteigt.

Bei 28° C. ist das Wachstum auf allen Nährböden viel spärlicher.

Auf Serum ist der Belag weiſs, feuchter und glänzender als bei 37° C. Hautbildung ist auch hier vorhanden. Die Kultur erinnert sehr an eine typische Geflügeltuberkulosebazillenkultur.

Glyzerinagarstrich: das übertragene Material ist orangegelb verfärbt; nach oben hin trat ein sehr spärliches Wachstum in Form eines zarten schleimigen Belages ein.

In bezug auf das mikroskopische wie auf das makroskopische Verhalten der Rindertuberkelbazillen läſst sich eine gewisse Pleomorphität erkennen. Einerseits erinnern die trockenen schuppigen Kulturen auf Glyzerinagar an diejenigen der menschlichen Tuberkelbazillen, andererseits haben die feuchten weiſsen Kulturen von weicherer Konsistenz (auf Kartoffeln und Serum) groſse Ähnlichkeit mit den Kulturen der Geflügeltuberkulosebazillen. Schon der Umstand, daſs beliebige Kulturen von Menschen- und Rindertuberkulosebazillen häufig eine sehr groſse Ähnlichkeit aufweisen, ja sogar identisch sein können, deutet darauf hin, daſs die beiden Mikroorganismen nahe Verwandtschaft miteinander haben. Die Bakteriologie weist eine nicht unbeträchtliche Anzahl Versuche auf, bei welchen es gelungen ist, durch lange und fortgesetzte Adaptierung dieser beiden Formen oder Arten, wie es manche Forscher haben wollen, an passende Bedingungen die Eigenschaften, die beide Mikroorganismen voneinander unterscheiden, zu verwischen.

So kann durch fortgesetzte Passage durch den Körper des Rindes die Virulenz der menschlichen Tuberkelbazillen für das Rind gesteigert werden; die pathogenen Eigenschaften der menschlichen Tuberkel-

bazillen werden dann denjenigen der Perlsuchtbazillen gleich. Die grofse Veränderlichkeit der beiden Formen, die, wie schon erwähnt, unter Umständen bis zum vollständigen Verschwinden der Differenzen geht, macht die Annahme zweier verschiedener Arten ganz unzulässig, da Organismen, die zu verschiedenen Arten gehören, sich in allen ihren wesentlichen Eigenschaften voneinander unterscheiden müssen. Wir wollen hier von zwei Varietäten sprechen.

Geflügeltuberkulosebazillus.

Mikroskopisches Aussehen.

Die Erreger der Geflügeltuberkulose sind im allgemeinen zarter und kürzer als diejenigen der Säugetiertuberkulose. Der Pleomorphismus ist auch hier sehr grofs und hängt von der Beschaffenheit des Nährbodens, der Temperatur und dem Alter der Kultur ab. So zeigen die Hirnagarkulturen in der Regel längere, die Serumkulturen kürzere Formen. Bei 28° C. gezüchtet sind sie gröfser und dicker als bei 37° C. und 42° C. Bei 22° C. sehen die Stäbchen sehr typisch aus, sie sind ziemlich kurz und schlank. Im übrigen ist die Ähnlichkeit mit dem Erreger der Säugetiertuberkulose sehr grofs. Häufiges Vorkommen von Keulen und Kolben, Zerfallen des Zellinhaltes in einzelne Stücke, Verzweigungen. Säurefestigkeit ist gut ausgesprochen, kaum schwächer als bei den Säugetiertuberkelbazillen. Die Färbung ist häufig nicht homogen, indem im schwach tingierten Zelleib intensiv rote Körnchen zu sehen sind. Typische Winkelstellung und parallele Anordnung.

Auf allen eingangs erwähnten Nährböden habe ich bei verschiedenen Temperaturen Wachstum erzielt. Die tierischen Nährböden erweisen sich hierbei günstiger als die pflanzlichen. Im allgemeinen geht das Wachstum viel rascher als bei den Säugetiertuberkelbazillen vor sich. Die Temperaturgrenzen für die Züchtung liegen ziemlich weit auseinander. Die Kulturen der Geflügeltuberkelbazillen gedeihen noch sehr gut bei 28° C., spärlicher schon bei 22° C.

Das Wachstum der Geflügeltuberkulosebazillen verläuft wie folgt.

Aussehen der Kulturen.

In 3 bis 4 Tagen nach der Impfung bemerkt man zuerst auf der Oberfläche des festen Nährbodens kleine weifse oder gelbliche Pünktchen und Körnchen. Die Kolonien nehmen an Dicke- und Flächenausdehnung immer mehr zu: die Bläschen türmen sich übereinander und fliefsen nach einigen Wochen zusammen, um einen

schmierigen, feuchten, weichen, bisweilen gelben, aber häufiger weifsen Belag zu bilden, der sich von dem trockenen, schuppigen Belag der Säugetiertuberkelbazillen deutlich unterscheidet.

Auf der Kartoffel ist das Wachstum üppiger und rascher als auf Mohrrüben. Die Fufsflüssigkeit wird in der Regel getrübt.

Die Mohrrübenkultur ist intensiver gelb gefärbt, als die Kartoffelkultur.

Die Glyzerinbouillon wird getrübt. Die Wände des Reagenzröhrchens scheinen wie von feinem Staub überzogen. Auf dem Boden bildet sich ein ziemlich dicker Niederschlag; auf der Oberfläche ein zartes Häutchen.

Nicht immer ist das Wachstum so typisch. Einige meiner Glyzerinagarkulturen besafsen das Aussehen und die Konsistenz der Säugetiertuberkelbazillenkulturen.

Deutlich ausgeprägt war die Analogie bei den Kulturen, für die das Material zur Impfung von einem an Geflügeltuberkulose eingegangenem Meerschweinchen entnommen wurde. (Das Tier wurde mit 10 ccm Milzaufschwemmung von einer an Geflügeltuberkulose eingegangenen Taube geimpft.) Die Kartoffelkulturen waren intensiv gelb verfärbt. Diese wie die Glyzerinagarkulturen waren trocken, schuppig, von der Unterlage leicht abhebbar, jedoch nicht so stark zerbrechlich und spröde, wie die typischen Tuberkelbazillenkulturen. Wie bereits erwähnt, gibt es bei den Säugetiertuberkelbazillen ähnliche Übergangsformen. Auch schien die Wachstumsform sich mehr dem Charakter derjenigen der Säugetiertuberkelbazillen zu nähern, d. h. es fand eher ein Höhen- als Flächenwachstum statt.

Von vielen Autoren wird die grofse Ähnlickeit zwischen den Säugetier- und den Geflügeltuberkelbazillen besonders erwähnt. Durch Benutzung verschiedener Nährböden hat man versucht die Unterschiede im Wachstum auszugleichen. So ist es Fischel gelungen, die beiden Tuberkelbazillenformen auf Eiernährböden, auf dem 2 % gesättigter Thymollösung enthaltenden Glyzerinagar, sowie auf Borsäureglyzerinagar zu ungefähr gleichem Wachstum zu bringen.

Nach Lubinski zeigen die Hühnertuberkelbazillen auf dem 4 % enthaltenden Kartoffel-Fleischpeptonagar einen trockenen, stark körnigen, demjenigen der Säugetiertuberkelbazillen sehr ähnlichen Belag. Bei der Beschreibung der Säugetiertuberkelbazillen habe ich bereits erwähnt, dafs zwei meiner Glyzerinagarkulturen die Beschaffenheit der Geflügeltuberkelbazillenkulturen besafsen.

Nach einigen Forschern (Weber, Kossel, Heufs) gibt es

Stämme, die, wie die Säugetiertuberkelbazillen, auf festen Nährböden trocken und faltig, auf flüssigen mit einer Oberflächenhaut wachsen so dafs sie von den üppig gewachsenen Säugetiertuberkelbazillenkulturen nicht zu unterscheiden sind.

Die Frage hinsichtlich der Verwandtschaft der Säugetier- und Geflügeltuberkelbazillen wird von den Forschern, die sich damit besonders befafsten, verschieden beantwortet. Rivolta war der erste, der sich für die Verschiedenheit der Erreger bei der Tuberkulose der Menschen und Vögel bestimmt aussprach. In demselben Sinne sprach sich Maffucci aus. Auch Straus, seine Schüler Würtz und Gamaleia und in neuester Zeit de Jong sind für die Verschiedenheit der beiden Tuberkelbazillenarten eingetreten. Robert Koch ändert seine ursprüngliche Ansicht in diesem Sinne, dafs die Hühnertuberkelbazillen eine besondere, aber den echten Tuberkelbazillen sehr verwandte Art sei.

Die sog. Dualisten vertreten den Standpunkt, dafs die beiden Formen gänzlich voneinander verschieden seien. Eine solche Annahme ist nicht stichhaltig, da die Tatsachen, auf die sich diese Ansicht stützt, nicht unzweifelhaft feststehen. So wurde als ein Unterscheidungsmerkmal das verschiedene Aussehen der beiden Kulturen angeführt. Dafs dies nicht immer zutrifft, habe ich bereits nachzuweisen versucht. Als weiterer Beweis für die Zulässigkeit der Annahme, dafs Säugetier- und Geflügeltuberkulosebazillen verschiedene Arten sind, wird angeführt, dafs die Säugetiertuberkulose auf Hühner nicht übertragbar sei und dafs die Meerschweinchen bei subkutaner Impfung nicht erkranken. Auch dieser Grund ist nicht stichhaltig. Es sind schon vielfach Versuche über die gegenseitige Übertragung von Geflügel- und Säugetiertuberkulose mit positivem Erfolg gemacht worden.

Nach Nocard sind die Kaninchen für die beiden Tuberkelbazillenformen empfänglich. Oben habe ich über die Resultate der Infizierung eines Meerschweinchens mit Geflügeltuberkulose berichtet. Die Impfung gelang in gleicher Weise mit einer weifsen Maus. Gegen strengen Dualismus scheinen auch die Versuche von Nocard zu sprechen. Nocard gelang die Säugetiertuberkelbazillen für Hühner pathogen, für Meerschweinchen avirulent zu machen. Er wandte mehrmalige Passage der Säugetiertuberkelbazillen durch den Körper des Huhns an, indem er diese in Kollodiumsäckchen in die Bauchhöhle einführte. Die aus dem Kollodiumsäckchen gewonnenen Kulturen verhalten sich auch kulturell wie die Geflügeltuberkelbazillen. Die

angeführten Tatsachen lassen die Annahme von zwei verschiedenen Arten nicht zu, sie sprechen aber auch nicht für die vollkommene Identität der Formen, die von manchen Gelehrten eifrig verfochten wird. In neuerer Zeit behaupten von Behring und Römer auf Grund experimenteller Untersuchungen die Artgleichheit der Geflügel- und Säugetiertuberkelbazillen. Ich glaube hier auch für die Annahme zweier Varietäten eintreten zu müssen. Für Varietäten und nicht für Arten spricht sich L. Rabinowitsch in ihrer neuesten Arbeit auf diesem Gebiete aus.

Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzung.

Die Kulturen der Geflügeltuberkelbazillen bleiben nach einstündigem Erhitzen auf 55 ° C. noch wachstumsfähig. Ein gleich langes Erhitzen auf 60 ° ertragen sie dagegen nicht mehr.

Blindschleichentuberkelbazillus.

Sehr nahe mit den Säugetiertuberkelbazillen ist der Erreger der Blindschleichentuberkulose verwandt. Mikroskopisch unterscheidet er sich von den Säugetiertuberkelbazillen insofern, als die Stäbchen im allgemeinen kürzer und etwas dicker als jene sind. Auch kommen Verzweigungen häufiger vor, die Keulen und Kolben sind dagegen nicht so zahlreich wie bei den Säugetier- und Geflügeltuberkulosebazillen. Die Gröfse einzelner Individuen variiert beträchtlich: bei 28 ° C. sind die Formen häufig länger als bei anderen Temperaturen. Die Säurefestigkeit scheint hier etwas schwächer als bei den Säugetiertuberkelbazillen zu sein. Die Färbung ist wie dort nicht immer homogen.

Als charakteristisch für das Wachstum der Blindschleichetuberkelbazillen wird feuchter, glänzender, weifser Überzug auf der Oberfläche des festen Nährbodens angegeben. Bei meinen Kulturen (die Züchtungstemperatur betrug in diesem Falle 28 ° und 22 ° C.) war der Belag nur auf Serum, bisweilen auch auf Kartoffeln feucht und schmierig; er war weifs, gelbrosa bis orangegelb gefärbt. Die Färbung tritt übrigens in der Regel in der Nähe des Kondenswassers, also im feuchten Teile des Nährbodens auf.

Aussehen der Kulturen.

Auf Glyzerinagar und ähnlichen Nährböden ist der Belag häufig grobgekörnt, wie aus vielen Schüppchen bestehend; trocken und brüchig.

Im Kondenswasser bildet sich eine Haut, die auf der Glaswand emporsteigt.

Die Kartoffelkultur erinnert an die Tuberkelbazillenkulturen. Der Unterschied besteht in dem aus vielen Körnchen gebildeten Belag und in der weicheren Konsistenz. Im Fufswasser und auf der Glaswand üppige Hautbildung. Die Färbung zeigt verschiedene Übergänge von weifs und gelblichweifs bis orange (wie bei Grasbazillus II) und rosa.

Die Züchtungstemperatur, die bis 22° angegeben wird, konnte höher gesetzt werden. So habe ich bei 28° C. sehr üppiges und rasches Wachstum erreicht. Bei 37° C. war die Züchtung schwieriger; erst nach wiederholter Überimpfung konnte Wachstum erreicht werden, es war natürlich nicht so üppig wie bei 22° und 28° C. — In der Glyzerinbouillonkultur üppige Hautbildung.

Nach einstündigem Erhitzen auf 50° C. bleiben die Kulturen noch lebensfähig. Einstündiges Erhitzen auf 55° tötet sie ab.

Wie bekannt, erhielt Moeller den Erreger der Blindschleichentuberkulose, indem er der Blindschleiche menschliche Tuberkelbazillen verimpft hatte. Man könnte also diesen Mikroorganismus als einen dem Blindschleichenkörper angepafsten Tuberkelbazillus auffassen. Dennoch scheinen mir die morphologischen und kulturellen Verschiedenheiten der beiden Stämme zu grofs zu sein, um ihre Identifizierung zuzulassen. Der Umstand aber, dafs die Blindschleichentuberkelbazillen durch fortgesetzte Überimpfung und allmähliches Steigen der Züchtungstemperatur auch bei höheren Temperaturen gedeiht und ein den Tuberkelbazillen annähernd analoges kulturelles Aussehen erhält, spricht für die nahe Verwandtschaft der beiden Stämme. Wir glauben auch hier für die Annahme zweier Varietäten eintreten zu müssen. Nach Weber und Taute sollen im Moos, Algen, Wasserpflanzen der Aquarien, wie auch im Kaltblüterkörper säurefeste Stäbchen vorkommen, die mit den Tuberkelbazillen indes nicht das geringste zu tun haben. Diese Tatsache, falls sie sich bestätigt, spricht ebenfalls gegen die vollständige Identizität der beiden Formen. Dennoch darf man aus der von Weber und Taute mitgeteilten Beobachtung weitere Konsequenzen für die Artverschiedenheit der Blindschleichen und übrigen Tuberkelbazillen nicht ziehen. Für die Verwandtschaft der beiden Tuberkelbazillenstämme sprechen auch die Agglutinations- und Immunisierungsversuche. Was für die Blindschleichentuberkelbazillen gilt, gilt wahrscheinlich auch für die Schildkrötentuberkelbazillen. Ich konnte leider diese Form für meine Untersuchungen nicht heranziehen, weil sie mir nicht zugänglich war. Jedenfalls müfsten zur endgültigen Erledigung der

Frage noch zahlreiche Impfungsversuche bei verschiedenen Tieren herangezogen werden.

Leprabazillus.

Wir haben an dieser Stelle nun auch den Lepraerreger zu betrachten. Ich richte mich hierbei vorzugsweise nach seinen pathogenen Eigenschaften. — Bekanntlich wollten verschiedene Autoren den Leprabazillus isoliert und in Reinkultur gezüchtet haben. Ob die verschiedenen Leprabazillen die wirklichen Krankheitserreger darstellen und ob sie identisch sind, ist noch fraglich. Es stand mir nur der Stamm von Czaplewski zur Verfügung. (In neuester Zeit soll Kedrowski den echten Lepraerreger isoliert und rein gezüchtet haben.)

Mikroskopisches Aussehen.

Was zunächst das mikroskopische Aussehen anbetrifft, so sind die Individuen in allen Kulturen bei 37° C. mittelgrofs, bis lang, mit Verzweigungen, die bei 28° C. auch in ganz jungen Kulturen auftreten. Kolben und Keulen sind auch hier vorhanden. Punkto Säurefestigkeit zeigen sie einen deutlichen Unterschied gegenüber allen bis jetzt besprochenen Mikroorganismen. Die Säurefestigkeit ist noch deutlich in ganz jungen Kulturen; bei älteren Kulturen und bei fortgesetzter Überimpfung nimmt sie stark ab.

Aussehen der Kulturen.

Der Lepraerreger von Czaplewski ist ziemlich schwer zu züchten. Er gedeiht gut auf Serum und Hirnagar. Das Wachstum fängt mit kleinen tautropfenähnlichen Kolonieen, die denjenigen der Geflügeltuberkulosekulturen ähnlich aussehen, an; nach und nach bildet sich ein weifser weicher bis schmieriger Belag aus. (Czaplewski beschreibt ihn als trocken schuppig und grau, — solches habe ich nicht konstatieren können.) Bei 28° C. gedeihen im allgemeinen die Kulturen fast ebenso gut, wie bei 37° C. Es gelang mir einige Serum- und Glyzerinagarkulturen nach wiederholter Überimpfung an die Temperatur von 28° C. so gut anzupassen, dafs sie weiterhin bei dieser Temperatur rascher und sicherer zum Wachstum, als bei 37° C., kamen.

Timotheebazillus.

Wir gehen jetzt zur weiteren Betrachtung der den echten Tuberkelbazillen verwandten Formen über. Als erster Vertreter soll der von Moeller auf dem Timotheegras entdeckte Timotheebazillus kurz beschrieben werden. Er ist, was die Form und die Säurefestigkeit anbetrifft, den Tuberkelbazillen sehr ähnlich. Die Kulturen können

auf allen von mir angewendeten Nährböden, bei allein eingangs erwähnten Temperaturen schnell zu üppigem Wachstum gebracht werden.

Aussehen der Kulturen.

Die Kulturen sehen im allgemeinen matt und trocken aus und sind von grau-gelber bis intensiv ocker-gelber Farbe. Die Kulturen auf pflanzlichen Nährböden — Kartoffeln und Mohrrüben — nähern sich in ihrer Beschaffenheit ganz besonders den Tuberkelbazillenkulturen: sie zeigen in der Regel ein schuppiges, knötchenartiges Wachstum und zwar vorwiegend in der Richtung der Höhe. Auf anderen Nährböden kommt die schuppige Konsistenz bei 28° C. und niedrigeren Temperaturen häufiger als bei 37° C. vor. Dafür weisen die bei 37° C. und höher gezüchteten Kulturen reiche Quer- und Längsfältelung, die bei 28° C. in meisten Fällen ausbleibt. Der Belag hat überall scharf umrissene Konturen. Auf Agarplatten bilden sich verschieden grofse, wenig erhabene, gezackte Kolonieen. Sie sind granuliert. Die Ausläufer der Kolonieen sind sehr zart. Auf flüssigen Nährböden, wie auf Glyzerinbouillon ist das Wachstum sehr üppig: flockiger Bodensatz und dicke, gefaltete ockergelbe Kamhaut, die auf der Glaswand hoch emporsteigt.

Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzung.

Das einstündige Erhitzen auf 60° C. tötet die Kulturen ab; auf 55° C. erhitzt bleiben sie noch wachstumfähig.

Mistbazillus.

Dem Timotheebazillus nahe verwandt scheint ein anderer von Moeller aus dem Kuhmist isolierter säurefester Mikroorganismus, der sogenannte Mistbazillus zu sein.

Die Ähnlichkeit betrifft hier mehr das mikroskopische Aussehen beider Formen. Die kulturellen Eigenschaften des Mistbazillus können eher mit denjenigen einer anderen Form, Tobler III, verglichen werden.

Mikroskopisches Aussehen.

Die 0,9 bis 6 μ langen Stäbchen haben alle charakteristischen Eigenschaften der bis jetzt beschriebenen Formen. Die Stäbchen sind häufig zu stumpfen Winkeln oder parallelen Bündeln gruppiert. Kolben und Keulen kommen zwar nicht so häufig, wie bei den Timotheebazillen vor, dafür sind die Verzweigungen öfter als dort zu beobachten. Die Verzweigungen treten schon bei ganz jungen Kulturen auf; ich habe sie bei einer drei Tage alten Glyzerinagarkultur beobachtet. Für das

reichliche Auftreten von Verzweigungen scheint niedrigere Temperatur, wie 22° C. bis 28° C. günstiger zu sein. Die Säurefestigkeit ist sehr stark ausgesprochen. Die Individuen von älteren Kulturen sind bisweilen nicht ganz homogen gefärbt. Der Mistbazillus wächst gut auf allen üblichen Nährböden. Das Temperaturoptimum liegt bei 37° C. Die Züchtung gelingt noch bei 22° C., das Wachstum ist bei dieser Temperatur nur dürftig.

Aussehen der Kulturen.

Auf Agar ist das Wachstum schon nach 48 Stunden in Form von einzelnen kleinen, etwas erhabenen, glänzenden, weifsen bis gelblich-weifsen Kolonieen deutlich zu bemerken. Die Kolonieen sind rund von einem hellen Saum umgeben. Sie fliefsen nach einiger Zeit zusammen und bilden einen üppigen, glänzenden, scharf begrenzten Belag. Nach und nach nimmt dieser bei 37° C. eine goldgelbe, bei 28° intensiv gelbe, fast ockergelbe Färbung an.

Auf Glyzerinagar entsteht bei 37° C. eine starke Längs- und noch stärkere Querfältelung. Die Falten verlaufen nach dem Mittelpunkt des Belags zu und bilden dort eine Art Knotenpunkt. Bei 28° C. und noch niedrigeren Temperaturen ist von der Faltenbildung nicht viel, höchstens Andeutungen, zu bemerken. Im Kondenswasser bildet sich stets ein Bodensatz, auf der Oberfläche der Flüssigkeit eine dünne Haut aus. Bei 22° C. ist das Wachstum schwach; einzelne und stellenweise zusammengeflossene Kolonien hängen schleierartig zusammen.

Auf Serum bildet sich bei allen von mir angewendeten Temperaturen ein feuchtglänzender, einheitlicher, üppiger Belag.

Die drei Tage alte Kartoffelkultur stellt einen intensiv dunkelgelben, schmierigen, buchtig begrenzten Belag dar. Das Glyzerinwasser ist getrübt; später bildet sich auf der Oberfläche des Fufswassers eine dünne Haut aus.

Die Glyzerinbouillon wird leicht getrübt; an der Oberfläche bildet sich eine dicke, hellgelbe, auf der Glaswand emporsteigende Kamhaut; der Bodensatz ist flockig und sehr reichlich vorhanden.

Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzung.

Die Kulturen widerstehen einer einstündigen Erwärmung auf 60°, werden dagegen durch gleich langes Erhitzen auf 65° C. lebensunfähig gemacht.

Unsere Beschreibung des Mistbazillus weicht in manchen Einzelheiten von derjenigen ab, die Moeller angegeben hat. So be-

hauptet Moeller z. B. keine Verzweigungen bemerkt zu haben; diese sind von anderen Forschern, wie Mayer und Lubarsch, vielfach beobachtet worden. Auch habe ich, was das makroskopische Aussehen und die Entwicklung der Kulturen anbetrifft, manches abweichende Resultat erhalten. Übrigens konnte ich fast bei allen Säurefesten sowohl in dem makro- wie in dem mikroskopischen Verhalten verschiedener Kulturen manche Abweichungen von den bis jetzt bekannten Beschreibungen beobachten. Besonders ausgeprägt war dies Verhalten bei den Stämmen von Tobler. Die Ursache ist wahrscheinlich in dem Umstande zu erblicken, dafs die Kulturen, die ich erhalten habe, infolge von mehrfachen Überimpfungen ihre Natur geändert haben, da sie sich mehr an die saprophytische Lebensweise angepafst haben, während M. Tobler ihre Formen direkt aus dem Tierkörper isoliert züchtete. Diese Tatsache bestätigt noch einmal die starke Pleomorphität der Säurefesten. Um genügenden Aufschlufs über die gegenseitige Abhängigkeit der Säurefesten zu erhalten, mufs man daher die verschiedensten Lebensbedingungen studieren.

Tobler III.

Wir gehen zu den nächst verwandten Formen über und wollen zuerst den Stamm Tobler III behandeln. Wie bereits erwähnt wurde, ist dieser dem Timotheebazillus, andererseits dem Mistbazillus sehr ähnlich.

Mikroskopisches Aussehen.

Die Individuen sind bei 37° C. schlank, 1,2—3,0 μ lang, bei 28° C. sind sie länger. In jungen Kulturen haben sie ausgesprochene Säurefestigkeit und lassen sich nach den verschiedenen Methoden schön rot färben; in älteren Kulturen ist die Säurefestigkeit geringer. Bei 37° C. sind die Verzweigungen nicht sehr häufig, sie treten hauptsächlich nur bei niedrigeren Temperaturen, besonders bei 22° C. auf. Die Keulenformen sind bei 28° C. und bei 22° C. gut ausgebildet, bei 37° C. überwiegen die Kolbenformen. Die Individuen ordnen sich häufig in parallele Reihen oder nehmen Winkelstellung ein. Das Temparaturoptimum liegt bei 37° C. Der Stamm wächst aber im allgemeinen auch sehr gut bei niedrigeren Temperaturen.

Aussehen der Kulturen.

Die drei Tage alte Glyzerinagarkultur ist gelblich, feucht, glänzend scharf umrissen, mit wulstförmigen Rändern. Der Belag besteht aus vielen zusammengeflossenen, grauweifsen bis gelblichen, sehr wenig erhabenen Kolonieen von unregelmäfsigen Umrissen mit

zarten Ausläufern. Querfalten sind stark ausgebildet. In älteren Kulturen ist die Färbung intensiver, die Fältelung ist ebenfalls reichlicher. Die Falten laufen in der Mitte zu einem Knoten zusammen. Bei 22 ° C. ist das Wachstum spärlich; der Belag ist graugelb, matt, sehr zart, hie und da sind einzelne gelbe Kolonieen verstreut.

Auf der Kartoffel bildet sich ein gelber schmieriger Belag. Das Glyzerinwasser wird leicht getrübt.

Die Serumkultur ist der Kartoffelkultur sehr ähnlich, jedoch nicht so üppig gewachsen.

Glyzerinbouillon wird zuerst leicht getrübt. Die Trübung verschwindet nach einiger Zeit wieder. Gelbliche Kamhaut, flockiger Bodensatz.

Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzung.

Die Kulturen des Stammes Tobler III gehen nach einem einstündigen Erhitzen auf 65 ° C. zugrunde.

Die grofse Ähnlichkeit, die M. Tobler zwischen ihren Stämmen III und V gefunden hat, habe ich nicht konstatieren können. Der Grund dieses Unterschiedes wird sich weiter aus der Schilderung dieser Formen ergeben.

Grasbazillus II.

Als nächster in der Reihe der Säurefesten scheint der Grasbazillus II von Moeller zu sein, der gewissermafsen zu den noch später in Betracht zu ziehenden Mikroorganismen darstellt.

Mikroskopisches Aussehen.

Die Präparate zeigen alle typischen Eigenschaften der Säurefesten. Nur sind hier die Verzweigungen öfter als sonst zu beobachten, auch die Stäbchen können zu recht langen, besonders bei niedrigeren Temperaturen, 28 ° und 22 ° C., Fäden auswachsen. Die Säurefestigkeit ist gut ausgesprochen, wenn auch schwächer als bei dem Timotheebazillus.

Aussehen der Kulturen.

Auf Glyzerinagar fängt das Wachstum bei 37 ° C. nach zwei Tagen mit kleinen tautropfähnlichen Pünktchen an, die später zu einem feuchten, weifsgrauen leicht gekörnten und gerunzelten Belag konfluieren. Bei niedrigeren Temperaturen (28 ° und 22 ° C.) tritt eine intensive, gelblichrosa und orange Färbung ein. Die einzelnen Kolonieen sind rund gezackt und zeigen ziemlich lange Ausläufer· Die Oberfläche ist rauh.

Kartoffelkultur: am unteren Teile des Kartoffelkeils ist der Belag schmierig, warzig, gekörnt, von weifsgrauer Farbe, die Ränder

sind orange gefärbt. Am oberen trockenen Teil der Kartoffel finden sich einige gelappte ovale erhabene Partieen, die eine fein granulierte orangefarbene Oberfläche haben. Einige Stellen sind noch weifsgrau, nur hie und da wie von einem orangenen Pulver bestreut. Auf der Oberfläche des Fufswassers ist eine Hautbildung bemerkbar.

Serum: Bei 37° C. ist der Belag granuliert und netzartig, gerunzelt. Bei 22° C. nimmt er intensive orange Farbe an, nur die Ränder bleiben milchweifs. Diese sind scharf umrissen, wellig gebogen. Im Kondenswasser Bodensatz und Hautbildung.

Auf Hirnagar ist das Wachstum sehr üppig. Der Belag ist matt, grob gekörnt, stellenweise mit wurmartigen Erhöhungen versehen; zuerst weifs, später schwach orangegefärbt.

In der Glyzerinbouillon bildet sich bei 37° C. eine üppige, gelblichweifse Kamhaut, bei niedrigeren Temperaturen nimmt sie eine intensive orange Farbe an.

Im allgemeinen erinnert der Stamm in seinem makroskopischen Verhalten an den Smegmabazillus und den Pseudotuberkulosebazillus von Petri.

Was die Lebensbedingungen anbetrifft, so braucht Grasbazillus zu seinem Gedeihen, wie die übrigen Säurefesten, den Sauerstoff. Nach einem einstündigen Erhitzen auf 65° C. zeigt er noch Spuren von Wachstum.

Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzung.

Durch einstündiges Erhitzen auf 70° C. werden die Kulturen zerstört.

Pseudotuberkulosebazillus Petri.

Wie schon erwähnt, läfst sich eine Parallele zwischen Grasbazillus und Pseudotuberkulosebazillus Petri einerseits und dem Timotheebazillus andererseits ziehen.

Mikroskopisches Aussehen.

Die Stäbchen des Petri'schen Bazillus erinnern an den Timotheebazillus, in jüngeren Kulturen sind sie aber kürzer und plumper als jene. Die Länge einzelner Individuen wechselt beträchtlich mit den Züchtungsbedingungen. So entstehen bei 22° C. auf Serum ganz lange, fast fadenförmige Formen. Keulenbildung ist häufig, Kolben kommen etwas seltener vor. Verzweigungen sind vorhanden, wenn auch nicht so oft, wie bei Grasbazillus. Säurefestigkeit ist gut ausgesprochen.

Aussehen der Kulturen.

Auf Glyzerinagar bildet sich bei allen Temperaturen feuchter, glänzender weifs-grauer Belag; er ist gelappt und scharf umrissen. In den ersten Tagen des Wachstums sind noch hie und da einzelne fast hügelförmig erhabene Kolonieen zu bemerken. Manche zeigen in der Mitte eine Art knopfförmige Verdickung. Die Ausläufer sind lang, ziemlich dick und verzweigt. Im allgemeinen sieht die Kolonie rauh, wie aus verfilzten Fäden gebildet aus. Bei 37° C. nimmt der Belag unter Umständen nach und nach eine gelblich-orange Färbung an; die Ränder bleiben hell. Bei niedrigeren Temperaturen ist die Färbung stets vorhanden. Die älteren Kulturen sind gerunzelt oder netzartig gezeichnet. Im Kondenswasser bildet sich ein Bodensatz; die Oberfläche des Fufswassers wird von einer Haut bezogen, die sich auf der Glaswand emporhebt.

Auf Kartoffel ist die Kultur sehr üppig, weifs-grau, feucht und wulstig. Im Fufswasser Niederschlag; auf der Oberfläche des Fufswassers eine dicke Haut. Die auf dem nach v. Behring hergestellten Nährboden gezüchteten Kulturen zeigten eine trockenere Konsistenz; am unteren Teile des Kartoffelkeils war dabei eine Schuppenbildung vorhanden.

Hirnagar: zuerst weifser glänzender Belag, der nachher leicht gelblich-rosa wird; die Ränder bleiben weifs. Bei 28° C. ist der Belag intensiver rosa bis orange gefärbt.

Serum: feuchter, glänzender, weifs-grauer oder weifs-gelber Belag. Stellenweise schwammige Struktur.

Mohrrüben: der Belag ist üppig und weifs, dann gelb, stellenweise granuliert und warzig. Bodensatz und Hautbildung. Die Haut ist bei Mohrrübenbouillon stärker ausgebildet.

In Glyzerinbouillon bildet der Mikroorganismus auf der Oberfläche eine grau-weifse Haut. Manchmal wird die Flüssigkeit leicht getrübt. Beim Schütteln zerfällt die Haut in Krümmel, die zu Boden sinken. Für das Wachstum ist Sauerstoff notwendig.

Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzung.

Näch einem einstündigen Erhitzen auf 65° C. sind noch Spuren von Wachstum zu bemerken. Gleich langes Erhitzen auf 70° C. tötet die Kulturen ab.

Tobler II.

Wir wollen jetzt zur Beschreibung des Stammes Tobler II, als des nächst verwandten, übergehen.

Mikroskopisches Aussehen.

In ihrem mikroskopischen Aussehen unterscheiden sich diese Miskroorganismen nicht wesentlich von den übrigen Säurefesten. Die Gröfse der einzelnen Individuen ist variabel: die Länge schwankt zwischen 0,9 bis 12,6 μ.

Verzweigungen kommen nicht selten vor. Das Temperaturoptimum liegt bei 37° C.

Aussehen der Kulturen.

Eine drei Tage alte Glyzerinagarkultur ist grau-weifs, saftig, glänzend mit scharf umrissenen wulstigen Rändern; der ganze Belag ist wie von einem feinen Netz zarter Fältchen durchzogen. Nach und nach nimmt die Fältelung zu. Die Längs- und Querfalten verlaufen von den Rändern gegen die Mitte radiär zu, wo sie, wie bei dem Timotheebazillus einen knotenartigen Vorsprung bilden. Der Belag ist blattartig umrissen und reichlich gezahnt. Die Kolonieen sind erhaben und mit ganz langen kräftigen Ausläufern, die miteinander anastomosieren, versehen. Im Kondenswasser flockiger Bodensatz, auf der Oberfläche des Kondenswassers schwache Hautbildung.

Die Kartoffelkultur besteht aus einem grau-weifsen, feuchten fast rahmigen Belag. Im Fufswasser schwacher Bodensatz und Hautbildung.

Die Glyzerinbouillon wird an der Oberfläche von einer grau-weifsen gefalteten warzigen Haut bedeckt; auf dem Boden des Röhrchens fetziger bis flockiger Niederschlag.

Der Geruch der Kulturen Tobler II ist unangenehm, erinnert an denjenigen von Grasbazillus II.

Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzung.

Nach einem einstündigen Erhitzen der Kulturen auf 70° C. sind noch Spuren von Wachstum bemerkbar.

Tobler IV.

Mit Tobler II scheint die Form Tobler IV nahe Ähnlichkeit zu haben.

Mikroskopisches Aussehen.

Diese Mikroorganismen besitzen, wie jene, eine ziemlich variable Länge von 1,2 bis 8,4 μ; die kürzeren Individuen bilden jedoch die Mehrzahl. Was die Säurefestigkeit anbetrifft, so stimmen meine Resultate mit den Angaben von M. Tobler nicht überein. Die Widerstandsfähigkeit gegen Alkohol und Säuren fand ich viel geringer, als bei

den übrigen Tobler'schen Stämmen. Dasselbe gilt auch für die Form Tobler I.

Eine drei Tage alte Glyzerinagarkultur erinnert in ihrem Verhalten an die gleichartig gezüchteten Kulturen von Tobler I und Tobler II. Durch die runden knötchenförmigen Kolonieen, die Ausbildung der Ränder und die dicke Haut, die auf der Glaswand emporkriecht, erinnert sie an die ersteren. Die Kolonieen sind kleiner und dunkler, als jene, in der Mitte erhaben, an der Peripherie abgeplattet und mit zarten kurzen Ausläufern versehen. Die Ränder des Belags sind blattförmig; eine feine radiäre Fältelung läuft gegen eine dicke Mittelrippe zu.

An Tobler II erinnert der Belag durch reichliche Fältelung. Die Kultur ist bei 37 ^{0} C. schwach rosa gefärbt. Bei niedrigeren Temperaturen ist die Färbung intensiver, der Belag feuchter, fast schmierig.

Die Kartoffelkultur zeigt einen rosa gefärbten gerunzelten üppigen Belag, der zuerst feucht, dann nach und nach matt wird. Im Fufswasser üppiger Niederschlag.

Glyzerinbouillon: flockiger Bodensatz; an der Oberfläche eine grau-rosa dicke Kamhaut. Der Geruch ist sehr schwach. Das Temperaturoptimum liegt bei 37 ^{0} C. Zu seinem Gedeihen braucht der Mikroorganismus Sauerstoff.

Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzung.

Die Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzen ist geringer, als bei Tobler II: auf 55 ^{0} C. während einer Stunde erhitzt, bleiben die Kulturen noch wachstumsfähig, gehen aber durch einstündiges Erhitzen auf 60 ^{0} C. zugrunde.

Tobler I.

Mikroskopisches Aussehen.

Die Länge der Individuen variiert zwischen 0,3 und 3,6 μ, — die kürzeren Formen überwiegen. Sie sind ziemlich schlank, leicht gekrümmt. Verzweigungen kommen selten vor. Wie bereits erwähnt wurde, ist die Säurefestigkeit schwach. Im übrigen zeigt der Stamm die typischen Merkmale der Säurefesten: keulige Anschwellungen, Formen mit intensiver tingierten Körnchen usw.

Aussehen der Kulturen.

Auf Glyzerinagar bildet Tobler I bei 37 ^{0} C. einen rötlichen, trockenen, scharf umrissenen, granulierten Belag. Die Kolonieen sind

ziemlich grofs und tief gezackt, in der Mitte erhaben, wo sie einen dunklen Kern zeigen. Die Oberfläche der Kolonieen sieht gekörnt, wie pigmentiert, aus. In älteren Kulturen ist die Faltenbildung stärker, die Knötchen wachsen in die Höhe und erheben sich über das Substrat. Auf der Oberfläche des Kondenswassers bildet sich eine üppige rötliche Haut aus, die auf der Glaswand emporkriecht. Bei niedrigeren Temperaturen ist die Kultur feuchter und glänzender als bei 37° C., die Fältelung ist viel schwächer ausgeprägt, auch die Haut auf der Oberfläche des Kondenswassers ist dürftiger, als dort.

Auf der Kartoffel bildet sich ein intensiv gefärbter, rötlicher, feuchter, unregelmäfsig begrenzter Belag aus, — mit stellenweise knötchenartigen Unebenheiten. Das Fufswasser bleibt klar, an seiner Oberfläche entwickelt sich eine dünne, gekörnte, leicht zerreifsbare Haut, die sich auf der Glaswand emporhebt.

Glyzerinbouillon: rötliche gekörnte Haut, die an der Glaswand hoch emporsteigt; der Bodensatz wird aus den von der Haut sich fortwährend ablösenden Schuppen gebildet. Der Geruch ist schwach, erinnert an den Geruch bei Timotheebazillus.

Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzung.

Die Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzen ist ziemlich grofs; erst ein einstündiges Erhitzen auf 65° C. tötet die Kulturen ab.

Die tinktoriellen Eigenschaften und das Aussehen der meisten Kulturen dieses Stammes weichen fast durchgängig von dem Verhalten ab, das M. Tobler angibt. Wie bei Tobler III kann auch hier als Ursache der beobachteten Differenz allmähliche Anpassung der von mir untersuchten Stämme an die saprophytische Lebensweise angesehen werden. Diese Erklärung erscheint um so begründeter, da die von mir gezüchteten Kulturen im wesentlichen mit dem Aussehen der Kulturen, die M. Potet beschreibt, der sie gleichfalls als Saprophyten übernahm, übereinstimmen. Aus diesem Grunde mufste ich eine andere Gruppierung der Tobler'schen Stämme, als M. Tobler selbst, anwenden.

Tobler V.

In unserer Darstellung kommen wir erst jetzt zur Behandlung der Stämme Tobler V und Korn I, obwohl sie mehr Analogie mit Tobler II und mit den Moeller'schen Formen, als mit den zuletzt betrachteten aufweisen.

Mikroskopisches Aussehen.

Bei Tobler V begegnen wir wieder häufig recht langen Individuen von 1,2—16,8 μ. Die längeren Formen kommen häufiger bei

37° C. als bei 28° und 22° C. vor. Verzweigungen konnte ich in den Präparaten oft beobachten. M. Tobler will sie in ihren Kulturen vermifst haben. Auch habe ich eine gut ausgeprägte Säurefestigkeit sowohl in älteren wie in jungen Kulturen konstatieren können, während M. Tobler die Säurefestigkeit nur für ganz junge, zwei Tage alte Kulturen angibt. Die Stäbchen sind ziemlich plump, oft gekrümmt und zeigen alle bekannten Anordnungen der übrigen Säurefesten. Die kolbigen Anschwellungen sind bei niedrigeren Temperaturen häufiger als bei 37° C.

Aussehen der Kulturen.

Die drei Tage alte Glyzerinagarkultur ist weifs-grau, matt, hie und da kleine matte, mehr oder weniger runde Partieen, die eine Vertiefung und einen ringförmigen Wall erkennen lassen. Von den Rändern des Belages geht eine feine radiäre Streifung aus. Aufserdem besitzt der Belag eine reiche Quer- und Längsfältelung. Die Faltenbildung nimmt mit dem Alter der Kultur zu.

Auf der Oberfläche des Kondenswassers üppige weifse Haut. Bei niedrigeren Temperaturen ist das Wachstum spärlicher. Bei 22° C. erinnert die Kultur an Tobler III. Der Belag besteht aus vielen weifsen glänzenden Kolonien, die stellenweise konfluieren. Die Kolonieen sind mehr oder weniger rund, flach; einige sind stellenweise gezackt, mit zarten Ausläufern.

Kartoffelkultur: Bei 37° C. üppiger grau-weifser trockener Belag mit körniger Zeichnung am unteren Teile des Keiles und unregelmäfsiger buchtiger Begrenzung. Das Fufswasser ist klar; von seiner Oberfläche hebt sich eine stark gefaltete Haut auf der Glaswand empor. Von dieser lösen sich Fetzen ab und sinken zu Boden. Bei niedrigeren Temperaturen ist das Wachstum spärlich, die körnige Zeichnung bleibt aus.

Glyzerinbouillon: weifs-graue üppige Haut; Bodensatz.

Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzung.

Auf 60° C. während einer Stunde erhitzt, gehen die Kulturen zugrunde.

Mit Tobler V stimmt in mancher Beziehung der Stamm Korn I überein.

Korn I.

Mikroskopisches Aussehen.

Die Länge einzelner Individuen variiert zwischen 1,2 und 18,0 μ. Bei 28° C. und 22° C. werden die Stäbchen kürzer und plumper,

als bei 37⁰ C. Die Enden sind meistens abgerundet, angeschwollen. Die typischen Kolben kommen am häufigsten bei den ganz kurzen Formen vor. Verzweigungen sind oft zu beobachten, auch kommen granulierte Individuen vor. Im allgemeinen weisen sie in ihrem mikroskopischen Aussehen grofse Ähnlichkeit mit Tobler V auf.

Aussehen der Kulturen.

Glyzerinagarkultur (drei Tage alt). Der Belag ist scharf umrissen, die Ränder vom Belag deutlich abgegrenzt, radiär gestreift. Hie und da einzelne runde Kolonieen, die ein wenig erhaben und mit zarten Ausläufern versehen sind. Der Belag ist wie von einem feinen Netz durchzogen. In älteren Kulturen ist der Belag feucht, einheitlicher und gefaltet.

Bei 28⁰ C. ist die Faltenbildung noch stärker ausgesprochen. Bodensatz und Hautbildung auf der Oberfläche des Kondenswassers.

Die Kartoffelkultur zeigt besonders grofse Ähnlichkeit mit der Kartoffelkultur von Tobler V. Grau-weifser, trockener Belag. Auf der Oberfläche des Fufswassers eine gut ausgebildete Haut, die auf der Glaswand emporsteigt.

Glyzerinbouillonkultur: weifs-graue, trockene, gefaltete Kamhaut. Bodensatz üppig.

Das Temperaturoptimum von Korn I liegt bei 37⁰ C. Zu seinem Gedeihen braucht er Sauerstoff.

Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzung.

Auf 60⁰ C. während einer Stunde erhitzt, gehen die Kulturen zugrunde.

Smegmabazillus.

Mikroskopisches Aussehen.

Eine Sonderstellung in der Gruppe der Säurefesten nimmt der Smegmabazillus ein, welcher den Diphtheriebazillen nahe steht. Morphologisch sind die Smegmabazillen kurze, plumpe Gebilde oder schlanke gerade, selbst gekrümmte Stäbchen. Auch längere bis ganz lange (selten) Formen kommen vor, je nach der Beschaffenheit des Nährbodens. So bestehen die auf Kartoffel und Hirn gezüchteten Kulturen aus längeren Individuen. Kolben und Keulen kommen vor; Verzweigungen sehr selten. Die Färbung ist wie bei den übrigen Säurefesten häufig nicht homogen. Die Widerstandsfähigkeit gegen Alkohol und Säuren ist viel geringer, als bei Tuberkelbazillen. Gegen Säuren ist die Resistenz wesentlich gröfser, als gegenüber Alkohol. Die Kulturen

sind im allgemeinen denjenigen von Pseudotuberkulosebazillus Petri sehr ähnlich.

Der Smegmabazillus gedeiht gut und rasch bei allen von mir angewandten Temperaturen.

Aussehen der Kulturen.

Auf Glyzerinagar wie auf Agar bildet der Smegmabazillus zuerst einen weifs-grauen, feuchten Belag. Die einzelnen Kolonieen sind in der Mitte erhaben, gezackt, mit feinen seitlichen Ausläufern. Nach und nach nimmt der Belag eine gelblich-orange Färbung an, die bei niedrigen Temperaturen intensiver wird. Bei 37 ⁰ C. bleibt die Färbung in den meisten Fällen ganz aus. Im Kondenswasser flockiger Niederschlag.

Auf Kartoffeln wie auf Mohrrüben ist das Wachstum üppig. Der Belag ist bei jungen Kulturen weich, schmierig und feucht, in älteren trockener, warzenförmig oder bestehend aus vielen Knötchen und Schüppchen, die neben- und übereinander sich türmen. Die Knötchen scheinen auf der Unterlage wie auf einem Stiel zu sitzen und zeigen in der Mitte eine kreisförmige Einbuchtung. Während die Mohrrübenkultur weifs oder schwach gelb ist, zeigen die Kartoffelkulturen verschiedene Farbennuancen. Am schwächsten ist die Färbung bei den Kartoffelglyzerinwasserkulturen, etwas intensiver bei Kartoffelbouillon, am stärksten (gelborange, an die Färbung von Timotheebazillus erinnernd) auf dem nach v. Behring hergestellten Kartoffelnährboden.

Bei allen Kulturen bildet sich an der Oberfläche des Fufswassers eine üppige gefaltete Haut.

Auf Hirnagar und Serum besitzen die Kulturen eine ziemlich trockene, schuppige Konsistenz. Fältelung ist auch hier vorhanden.

In Glyzerinbouillon bildet sich eine üppige, gefaltete, auf der Glaswand emporsteigende weifs-gelbe Kamhaut; flockiger Bodensatz. Beim Schütteln heben sich vom Boden krümmelige Wolken auf. Bei jungen Kulturen ist die Flüssigkeit manchmal trübe.

Abschnitt II. Morphologischer Bau der säurefesten Mikroorganismen.

Die durchgeführte Schilderung der säurefesten Stämme läfst uns eine ganze Anzahl charakteristischer Merkmale, die ihnen gemeinsam sind, erkennen. Obwohl die genannten Formen auch sonst noch grofse Ähnlichkeit aufweisen, ist es doch nicht möglich sie miteinander zu identifizieren. Wir müssen sie daher in einer Gruppe zusammen-

fassen, der im Pflanzensystem eine ganz bestimmte Stellung zuzuweisen ist.

Bevor ich auf diese Frage eingehe, will ich zuerst das morphologische und biologische Verhalten der säurefesten Mikroorganismen an Hand einiger dazu erwählten Formen besprechen.

Nachdem die Morphologie der Bakterienzelle eingehender studiert und ihre weitgehende Ähnlichkeit mit jeder pflanzlichen Zelle erkannt wurde, lag es nahe hier dieselbe hohe Differenzierung des Zellinhaltes zu vermuten. Theoretisch ist die Frage nach dem Bau der Bakterien leicht zu lösen. Die vitalen Funktionen dieser Gebilde sind so weit differenziert, dafs sie unbedingt eine hohe morphologische Differenzierung voraussehen lassen. Bekanntlich sind nach den neuesten Forschungen alle Eigenschaften der lebenden Zellen Äufserungen der vereinigten Tätigkeit von Kern und Protoplasma. Es gibt keine normale Funktion im Leben der Zelle, bei der einer dieser Bestandteile ausgeschaltet werden könnte, obwohl es manche Lebensäufserungen gibt, bei denen einer von ihnen mehr als der andere beteiligt ist. So scheint der Kern für den Prozefs des Wachstums sowie der Vermehrung der Zelle die wichtigere Rolle zu spielen. Im Bau der Mikroorganismen, die in ihren Lebensäufserungen mit den übrigen pflanzlichen Zellen übereinstimmen, dürfte deshalb eine ähnliche Differenzierung des Zellinhaltes zu erwarten sein. Es ist einleuchtend, dafs je kleiner ein Organismus ist, desto feiner sein Bau sein mufs, denn hier müssen sich ja alle Elemente der vegetativen, reproduktiven und sensitiven Tätigkeit im Raume einiger Mikromillimeter zusammenfinden. Rein strukturell steht eine Bakterienzelle viel höher, als die meisten Zellen der höheren Pflanzen.

Bau der Bakterienzelle.

Die verschiedensten auf diesem Gebiete herrschenden Meinungen, die in zahlreichen Veröffentlichungen ihren Ausdruck gefunden haben, haben neuerdings zu der gröfsten Verwirrung geführt. Zahlreich sind die Arbeiten, die das Vorkommen von Zellkernen, ja überhaupt jeder weiteren Differenzierung des Protoplasten der niederen Mikroorganismen verneinen.

Von neueren Forschern tritt Bütschli am meisten für die Kernnatur des Centralkörpers ein. Neuerdings haben sich auch Kohl und Hegler dafür ausgesprochen. Auch nach Ruzička besteht die Bakterienzelle zum gröfsten Teil aus Kernsubstanz.

Die Beobachtungen, die ich gemacht habe, lassen sich mit der „Centralkörpertheorie“ schwer in Einklang bringen. Die Differen-

zierung in Rindenschicht und Centralkörper, geschweige denn eine irgend wie erkennbare Struktur des letzteren, konnte ich nicht feststellen. Wohl aber habe ich bei allen Stämmen, sowohl bei jüngeren als bei älteren Individuen das Vorhandensein von Körnchen konstatiert. Auf die Kernnatur dieser Gebilde schliefse ich nicht nur aus ihren tinktoriellen Eigenschaften, die sie mit dem Kernchromatin teilen, sondern auch aus der Rolle, die sie in den Funktionen der lebenden Zelle spielen.

In jungen Formen, meist in der Einzahl im Centrum vorhanden, treten sie in älteren Kulturen reichlicher auf. Dieser Umstand bildete häufig einen der Haupteinwände gegen die Kernnatur der betreffenden Gebilde. Der Einwand ist leicht zu widerlegen: man braucht nur der nicht seltenen Fälle zu gedenken, wo auch bei den sonstigen Pflanzen mehr als ein Kern vorkommt.

Ich glaube in der Vermehrung der „Körnchen" ein Moment zu erblicken, das mit der Fortpflanzung der Zelle in Zusammenhang steht. Die Körnchenvermehrung scheint nämlich ein Vorstadium der darauffolgenden „Fragmentation", eines Vorganges, den ich weiter unten behandeln werde, darzustellen. Die Tatsache, dafs die Zellen, die mehrere Körnchen enthalten, in ebenso viele „Fragmente" zerfallen, mithin jedes Fragment, das des weiteren Wachstums fähig ist, ein „Körnchen" enthält, mufs auf den Gedanken führen, dafs die „Körnchen" für die Lebenstätigkeit der Zelle unentbehrlich sind. Ich konnte fast regelmäfsig in der Nähe von derjenigen Stelle des Fadens, wo eine Verzweigung ansetzte, wo also intensiveres Wachstum stattfand, ein Körnchen nachweisen. In einem Fall, wo ich die vitale Färbung mit stark verdünntem (1 : 10000) Methylenblau bei Smegmabazillen unternahm, sah ich, wie das einzige vorhandene Körnchen sich in zwei Hälften teilte, die nach den entgegengesetzten Polen des Stäbchens gelangen. Nachdem sich in der Mitte eine deutliche Scheidewand gebildet hatte, zerfiel das ganze in zwei Stäbchen mit je einem distinkten Körnchen. In welcher Weise der Vorgang vor sich ging, konnte ich mit den mir zur Verfügung stehenden Mitteln nicht feststellen. Auf den Vorgang der Fortpflanzung der Mikroorganismen komme ich noch später ausführlicher zu sprechen, an dieser Stelle mögen die wenigen Worte über die Rolle, welche die Körnchen dabei spielen, genügen.

Färbungsmethoden für den Nachweis der Körnchen.

Was die tinktoriellen Eigenschaften der Körnchen anbetrifft, so kann man die letzteren mit den verschiedensten Kernfärbungsmethoden

nachweisen. Als geeignet haben sich zahlreiche Methoden erwiesen. So die von Meyer für die Kernfärbung angegebene Formolfuchsinmethode, desgleichen seine Rutheniumrotmethode (0,02 Teile Rutheniumrot, 6 Teile Wasser, 2 Teile 95proz. Alkohol). Die Färbung mit Delafield'schem Hämatoxylin ergibt ebenfalls sehr gute Resultate: zur Erzielung der vollen Wirkung müssen die Präparate 24 Stunden in der Lösung bleiben. Ich habe ferner die Romanowski'sche Kernfärbungsmethode mit der von v. Wasielewski angegebenen Modifikation geübt.

Die bei dieser Methode in Frage kommenden Lösungen sind:
Stammlösungen: I. 1% Eosin extra BA Höchst,
II. 1% Methylenblau medicinale pur. Höchst.

Im Wasserbad gelöst, nicht filtriert:
Romanowski I: 1% Eosinlösung, d. h. Stammlösung 1 : 10.
" II: 1% Methylenblaulösung: (Stammlösung) 20,0,
Polychromes Methylenblau (Unna) 40,0.

Zur Färbung: 2 ccm von Romanowski I,
+7—8 Tropfen von Romanowski II.

½ Stunde färben, erst in Wasser ansehen. Diese Methode ergibt positive Resultate, ist aber zu umständlich. Eine Überfärbung läfst sich kaum vermeiden. In diesem Fall ist es gut, die Differenzierungsflüssigkeit (Alkohol 96% = 120,0 Teile, Eosin 1% = 2,0 Teile, Acid. acet. gt. = 5) nur ganz kurze Zeit, höchstens ein paar Sekunden einwirken zu lassen. Sehr schöne Bilder liefert die vitale Färbungsmethode; insbesondere die Methode des Durchsaugens der Farblösung. Die letzte arbeitet überhaupt sehr zuverlässig. Für die vitale Färbung verwendet man am besten eine stark verdünnte (1 : 10000) wässerige Methylenblaulösung oder milchsaueres Methylenblau nach Ficker (1 : 10000 + 2 ccm ac. lact. pur.). Verdünntes Löffler'sches Methylenblau eignet sich für diesen Zweck auch sehr gut. Die verschiedenen Handelspräparate von Methylenblau wirken verschieden. So habe ich mit einer verdünnten Löffler'schen Methylenblaulösung Metachromasie der Körnchen erhalten, wobei die Körnchen sich schön rot färbten. Bekanntlich ist in diesem Falle als färbende Substanz der roten Körnchen das Methylenazur anzusehen. Die Körnchen lassen sich gut auch nach vorangehendem Eintrocknen des Präparates, oder Fixieren und Behandeln mit Alkohol färben. Sie können weiter mit Safranin, wie es für den Kernnachweis in den pflanzlichen Zellen benutzt wird, mit Jodjodkalium oder nach der Methode von Neisser deutlich gemacht werden. Eine mehrwöchentliche Pepsinverdauung greift die Körnchen

nicht an. Durch Einwirkung von Eau de Javelle, 65 % Chloralhydrat oder 2 % Kalilauge werden sie nicht zerstört. In älteren Kulturen, die ihre Säurefestigkeit bereits eingebüfst haben, treten die „Körnchen" auch bei der gewöhnlichen Tuberkelbazillenfärbung in schwach tingiertem Zelleib deutlich zum Vorschein.

Die Eigenschaften der Körnchen, die im obigen geschildert wurden, scheinen den Schlufs zu rechtfertigen, dafs sie alle wesentlichen Charakteristika der echten Zellkerne teilen. Ob die „Körnchen" die echten Kerne sind, oder ob sie nur Chromatinkörnchen im richtigen Kern, dem Centralkörper, darstellen, diese Frage mufs noch offen bleiben, ich wage nicht darüber ein endgültiges Urteil auszusprechen. Es mufs noch hervorgehoben werden, dafs der gröfste Teil des Schizophyceenmaterials, das Bütschli, Hegler u. a. für ihre Untersuchungen benutzten, aus Spaltalgen bestand. Hegler arbeitete hauptsächlich mit Anabaena, einer Nostocacee. Als weitere Objekte dienten vielfach verschiedene Oscillarien. Die Resultate dieser Forscher können nicht als entscheidend betrachtet werden, denn es ist nicht ganz unwahrscheinlich, dafs trotz der engen Verwandtschaft der Schizomyceten mit den Spaltalgen, die einschlägigen Verhältnisse doch etwas anders liegen können.

Auf Grund meiner Untersuchungen komme ich zur Annahme, dafs die Körnchen mit den Zellkernen in sehr naher Beziehung stehen.

Die nächste Frage, die bei der Untersuchung der Morphologie der „Säurefesten" von Wichtigkeit ist, ist das Vorhandensein oder Fehlen der Verzweigungen und der Vorgang der Vermehrung, und dies um so mehr, als hauptsächlich von diesem Verhalten eine Klassifizierung der Formen abhängig gemacht wird. Wie ich schon bei der Besprechung einzelner Stämme erwähnt habe, konnte ich bei allen Verzweigungen feststellen; sehr dürftig waren sie bei Smegmabazillen.

Verzweigungen.

Lange Zeit hat man das Vorkommen von Verzweigungen für Tuberkelbazillen in Abrede gestellt. Nocard und Roux, Metschnikoff, Klein, Maffucci, Fischel haben auf das Vorhandensein von verzweigten Fäden in Tuberkelbazillenkulturen aufmerksam gemacht. Die fünf erstgenannten Forscher fanden die Verzweigungen lediglich bei den Hühnertuberkulosebazillen, erst Fischel war es, der sie bei den Säugetiertuberkelbazillen nachwies.

Gegen die Deutung der Verzweigungen bei Tuberkelbazillen als echter Wachstumsformen wird vielfach der Umstand herangezogen,

dafs diese in alten Kulturen und zwar im Bodensatz oder in der Fufsflüssigkeit, wo der Sauerstoffzutritt erschwert ist, also die Lebensbedingungen besonders ungünstig sind, vorkommen. Man hat deshalb die Verzweigungen als Degenerationsprodukte, Involutionsformen gedeutet. Dieser Einwand erscheint mir nicht stichhaltig. Das Auftreten von Verzweigungen in alten Kulturen unter ungünstigen Lebensbedingungen ist in der Regel nicht häufiger, als in jungen kräftigen Kulturen. So habe ich in ganz jungen (7—8 Tage alten), also noch weiterer Entwicklung fähigen Agarkulturen Verzweigungen beobachtet. Ich habe sie weiter im Sputum vereinzelt gefunden: in mehreren Dutzenden von Präparaten, die ich untersucht hatte, habe ich derer drei oder vier angetroffen. Am häufigsten kommen die Verzweigungen in Kartoffelkulturen vor. Wie bei den Tuberkelbazillen, sind die Verzweigungen auch bei den übrigen Säurefesten vorhanden. Am günstigsten für das Auftreten der Verzweigungen sind in den meisten Fällen die festen Nährböden, besonders Kartoffel, Serum, Hirnagar.

Die Temperatur bleibt auch nicht ohne Einflufs: sie scheinen niedrigere Temperaturen vorzuziehen. Der Umstand, dafs das Auftreten von Verzweigungen durch bestimmte Eingriffe veranlafst werden kann, deutet darauf hin, dafs die verzweigten Formen an die saprophytische Lebensweise besser, als an die parasitische angepafst sind.

Die Frage, ob es sich in all diesen Fällen um eine echte Myzelbildung im Sinne der Pilze oder um sogenannte falsche Verzweigung handelt, ist für die systematische Stellung gleichfalls von grofser Wichtigkeit. Diese Frage wurde von verschiedenen Autoren behandelt; die meisten haben sich für echte Verzweigung ausgesprochen. Andauernde genaue Beobachtung eines sich entwickelnden Fadens lehrt zweifellos, dafs es sich hier um eine echte Myzelbildung handelt. Sowie der Faden eine gewisse Länge erreicht hat, erfolgt die Zweigbildung. Diejenige Stelle des Fadens, wo die Zweiganlage eintritt, dokumentiert sich als eine höckerförmige, körnchenartige, lichtbrechende Erhabenheit. Diese wächst gleichfalls fadenförmig in der zu dem Hauptfaden senkrechten Richtung. Die Verzweigungen entstehen in der Kontinuität des Fadens. Sie sind in der Regel kürzer als jener.

Fortpflanzungserscheinungen.

Bei der Untersuchung von jungem Material in hängendem Tropfen oder im gefärbten Präparate scheinen die Stäbchen oder Fäden aus Protoplasmainhalt und deutlich differenzierter Membran zu bestehen. Etwas ältere Objekte zeigen ein anderes Verhalten. Der Protoplasma-

inhalt ist kein homogenes, gleichmäfsig gefärbtes Gebilde mehr. Er scheint in einzelne intensiv tingierte Stücke zu zerfallen, die voneinander durch farblose Unterbrechungen getrennt sind. Die gefärbten Teile sind ungleich grofs, dementsprechend sind auch die Unterbrechungen von verschiedener Ausdehnung. Die Teilstücke scheinen von den farblosen Stellen durch keine Querwände getrennt zu sein. Das alles macht den Eindruck, als wie wenn das Protoplasma sich im Innern des Stäbchens oder Fadens an einigen Stellen kontrahiert, zusammengeballt hätte; um das so konzentriertere Protoplasmaklümpchen herum müfsten notwendigerweise leere oder infolge der Kompression des Protoplasmas mit Saft gefüllte Partieen entstehen.

Fragmentation.

Wie bereits früher erwähnt, habe ich wiederholt festgestellt, dafs Protoplasmastücke sich um die „Körnchen" zusammenballten. Der Vorgang läfst sich im hängenden Tropfen ebenfalls beobachten. Diese Methode hat noch den Vorteil, dafs sie das weitere Schicksal des zerstückelten Fadeninhaltes zu verfolgen erlaubt. Die Versuche wurden an Hand von Korn I, Timotheebazillus und Blindschleichentuberkulosebazillus ausgeführt. Die Objektträger mit hängenden Bouillontropfen wurden ungefähr 14 Tage lang im Brutschrank gelassen und von Zeit zu Zeit mikroskopisch untersucht. Bereits nach Verlauf von 4—5 Tagen sahen mehrere Individuen in der oben beschriebenen Weise aus; am 7. resp. 9. Tage sah man Protoplasmastücke aus dem Faden austreten, ihre Form etwas abrunden und in Stäbchen oder Fäden auswachsen. Dieser Vorgang ist von den Bakteriologen hauptsächlich für die Aktinomyzeten angegeben und als Fragmentation bezeichnet worden; die keimungsfähigen Protoplasmastücke werden Fragmentationssporen genannt. Einige Autoren verwechseln die Fragmentation nicht selten mit der Sporenbildung; manchmal wird sie als von der Oidienbildung und Segmentation der Aktinomyzeten nicht wesentlich verschieden beschrieben. Diese Begriffe sind scharf auseinander zu halten. Während die echten Sporen sich innerhalb der Muttermembran mit einer eigenen Membran umkleiden, die sie widerstandsfähiger als die übrigen vegetativen Teile macht, zeigen die Fragmentationssporen ein anderes Verhalten. Ihre Widerstandsfähigkeit scheint derjenigen der nicht fragmentierten Formen gleich zu sein. Was wiederum die Segmentation betrifft, so unterscheidet sich diese von der Fragmentation wesentlich dadurch, dafs hier die Membran des Fadens, die ja bei der Fragmentation passiv bleibt, mitwirkt.

Die Botanik kennt den Ausdruck Fragmentationsspore nicht. Der Vorgang der Fragmentation kann demjenigen der Aplanosporenbildung an die Seite gestellt werden. Dafs die Fragmentationssporen keine Involutionsformen sind, und weiter, dafs die Fragmentation durchaus als ein vitaler Vorgang aufgefafst werden mufs, beweist die Tatsache, dafs sie bei jungen, der weiteren intensiven Entwicklung fähigen Kulturen stattfindet. In ganz jungen Kulturen ziehen die Mikroorganismen einen anderen Vermehrungsmodus — die Zweiteilung — vor. Die Fragmentation tritt somit auf einem späteren Entwicklungsstadium der Mikroorganismen auf und zwar hauptsächlich nur unter bestimmten Bedingungen. Sie tritt bei Temperaturen, die unterhalb des Temperaturoptimums liegen, früher und häufiger als bei Temperaturoptimum und höher auf. Bei den Formen, die ich in dieser Hinsicht untersucht habe (Pseudotuberkulosebazillus Petri, Mistbazillus, Korn I, Geflügeltuberkulosebazillus, Timotheebazillus) war für die Fragmentation die Temperatur von 28° C. am günstigsten. Die fragmentierten Formen findet man am häufigsten in den schon zum Teil eingetrockneten Partieen der Kultur. Der Nährboden bleibt gleichfalls nicht ohne Einflufs: besonders günstig waren Serum, Glyzerinagar, Mohrrüben.

Die Fragmentationssporen sind ein Mittel, das die Mikroorganismen im Sinne der echten Sporen, um die Art zu erhalten, in Anwendung bringen. Jedenfalls sind diese Gebilde wegen ihrer viel schwächeren Widerstandsfähigkeit weniger vollkommen, als die echten Sporen. Die Fragmentationssporen kann man deshalb nicht für Dauerformen im Sinne der Bakteriosporen halten.

Die Frage, ob die „Säurefesten“, vor allem die Tuberkelbazillen, Dauerformen besitzen, ist von zahlreichen Forschern behandelt worden. In den meisten Fällen haben die Untersuchungen ein negatives Resultat gezeitigt. Als erster hat sich Robert Koch in seiner Arbeit über die „Aetiologie der Tuberkulose“ für die Existenz von Sporen ausgesprochen. Auch andere Autoren, wie Nocard, Metschnikoff, Babes, Czaplewski, haben die Tuberkelbazillen für sporenbildend erklärt. Sie halten die sich intensiver färbenden und schwer entfärbenden Körner oder Teile des Tuberkelbazilleninhaltes für richtige Sporen. Die tinktoriellen Eigenschaften allein genügen nicht um die Sporennatur eines Gebildes zu erkennen. Wesentlich ist auch der Vorgang der Bildung von Dauersporen, der ja bei den Säurefesten mit der eigentlichen Sporenbildung, wie bereits erwähnt, wenig zu tun hat.

Aufser den fragmentierten Formen gibt es bei jungen Kulturen hie und da noch anders ausgebildete Individuen, die in älteren Kulturen überwiegen. Das sind die längst bekannten Kolben- und Keulenformen. Charakteristisch sind die letzteren. Die Keulen färben sich sehr intensiv, sind rund, scharf umrissen und sitzen einem Ende des Stäbchens wie ein Stecknadelknopf auf. Besonders interessant ist es, dafs man die Keulen häufig im hängenden Tropfen, wie in den gefärbten Präparaten von den Stäbchen losgelöst findet. Trotz wiederholter Bemühungen konnte ich das weitere Schicksal dieser Gebilde nicht verfolgen, — ein Auskeimen habe ich nicht gesehen. Dafs dies möglich ist, ist ohne weiteres zuzugeben, um so mehr, als man in den Präparaten, die den zuletzt erwähnten zeitlich folgten, häufig ganz jungen kurzen Stäbchen ohne Keule begegnet, die man vielleicht für Auskeimungsprodukte ansehen kann. Anders als eine Art Dauerform kann man die Kolben und Keulen schwerlich deuten. Ein Durchmustern zahlreicher Präparate verschieden alten Materials erweckt den Eindruck, als wären die Keulen ein weiteres Entwicklungsstadium der Kolben. Das Entstehen kugeliger Gebilde am Ende des Stäbchens und ihr Loslösen von demselben erinnert an den in der Mykologie bekannten Vorgang der Konidienbildung. E. Levy gibt in seiner Arbeit „Zur Morphologie und Biologie der Tuberkelbazillen“ an, dafs „man in 2—4 Monate alten Tuberkelbazillenkulturen, die auf Kartoffelnährböden, seltener auf solchen, die auf Glyzerinagar gewachsen waren, Exemplare findet, die nahe dem Stäbchenende, oder an diesem Ende selbst, oder schliefslich bisweilen mehr gegen die Mitte eine besondere Art von kugeligen oder kolbigen Auftreibungen zeigen.“ Levy identifiziert die letzteren auf Grund der Untersuchungen von Neukirch über die Aktinomyceten mit Oidiensporen. Die Gebilde von Levy, die nur in alten Kulturen vorkommen, sind höchst wahrscheinlich Involutionsformen. Nach unseren Erfahrungen ist ihre Identität mit Oidiensporen nicht stichhaltig. Schon die Abbildungen Neukirchs machen seine Auffassung sehr unwahrscheinlich; sie sprechen vielmehr für die Ähnlichkeit mit Chlamydosporen.

Nicht selten findet man in Präparaten Stäbchen, die an einem Ende kolbenähnliche Auftreibungen aufweisen. Diese sind zu zweien gegeneinander unter einem stumpfen Winkel geneigt oder in einer Geraden gelagert. Die Auftreibungen liegen stets im Scheitel des Winkels. Im älteren zeitlich darauf folgenden Untersuchungsmaterial waren die Stäbchen so nahe aneinander gerückt, dafs zwischen ihnen ein nur schwer erkennbarer Zwischenraum übrig blieb. Die kolbigen

Anschwellungen der beiden Stäbchen waren noch deutlich zu erkennen. Dasselbe Bild habe ich auch in einem Sputumpräparat beobachtet. In noch älteren Präparaten findet man Stäbchen, die etwas länger als die vorher beschriebenen sind und in der Mitte eine kugelige Auftreibung tragen. Aufser diesen Formen kommen andere vor, die aus dem kugelförmigen Mittelstück bestehen, das an zwei diametral liegenden Punkten winzige Anhängsel, wie Stäbchenreste, tragen. Daneben sind noch die von Anhängseln ganz freien Kugeln zu sehen. In den gefärbten Präparaten sind die Kugeln intensiv schwarzrot gefärbt. Diese Formen kommen so oft nebeneinander vor, dafs man ihre Zusammengehörigkeit schwerlich bezweifeln kann. Irgend welche weitere Details habe ich nicht beobachtet. Der zuletzt beschriebene Vorgang erinnert an die Kopulation bei Mucorineen. Dafs die beiden Vorgänge irgendwie sachlich zusammenhängen, will ich durch diese Worte keineswegs aussprechen.

Es sei hier noch auf die von einigen Autoren (Spengler, van Niessen) beschriebenen „Splitter" hingewiesen. Diese Splitter sollen ganz kurze vermehrungsfähige Teile des Tuberkelbazillus darstellen und sind z. B. im Sputum und auch in dem Neutuberkulin von Koch nachgewiesen worden. Dieses Neutuberkulin wird bekanntlich durch mechanische Zerkleinerung von Tuberkelbazillen erhalten. Die Infektiosität dieses nach Koch hergestellten Präparates konnte Thellung (Zentralbl. für Bakt. Bd. 32) nachweisen. Auf Grund unserer Untersuchungen ist die Annahme von Spengler und von van Niessen plausibel: die Splitter stellen Fragmente von Tuberkelbazillen dar.

Wenn wir die Fortpflanzungserscheinungen der „Säurefesten" mit denjenigen anderer Bakterien vergleichen, so finden wir ganz erhebliche Unterschiede. Der Fortpflanzungsprozefs der Säurefesten ist komplizierter und höher differenziert. In dieser Hinsicht liegen bei den Säurefesten die Verhältnisse ähnlich, wie bei den Aktinomyceten. Ein anderer Grund, der für die Verwandtschaft der „Säurefesten" und der Strahlenpilze spricht, ist das Vorhandensein von Verzweigungen.

Die in diesem Kapitel besprochenen Erscheinungen sind für die Stellung der „Säurefesten" im System von Wichtigkeit.

Abschnitt III. Biologisches.

Das biologische Verhalten der verschiedenen Stämme zeigt derartige Ähnlichkeit, dafs die ganze Gruppe gemeinsam behandelt werden kann.

Züchtungstemperatur.

Wie wir schon bei der Einzelbesprechung gesehen haben, lassen sich die Säurefesten auf verschiedenen Nährböden, sowohl tierischen als auch pflanzlichen, innerhalb weiter Temperaturgrenzen leicht züchten. Die parasitischen Formen weisen infolge ihrer Herkunft engere Temperaturgrenzen auf.

Nährböden.

Von den pflanzlichen Nährböden hat sich für die Züchtung die Kartoffel, und zwar die mit 10 % Glyzerinwasser und die nach v. Behring hergestellten Kartoffeln, als der beste erwiesen. Weniger günstige Resultate hat man mit den 10 % Glyzerinbouillon enthaltenden Kartoffelkeilen erzielt. Die Ursache liegt, wahrscheinlich in einer allzu starken Anhäufung von Peptonen. Die Kartoffelkulturen sind auf verhältnismäſsig geringe Änderungen der Nährbodenbeschaffenheit sehr empfindlich. Daher muſs beim Studium der Kartoffelkulturen auf alle in Frage kommenden Verhältnisse besonderes Gewicht gelegt werden. So ist das Verhalten der Kultur je nach dem Wassergehalt der Kartoffel verschieden. Die Differenzen äuſsern sich in der Farbstoffbildung, Üppigkeit, unter Umständen sogar in dem Aussehen der Kultur. Die Tuberkelbazillen sind in dieser Beziehung ganz besonders empfindlich. Am besten eignen sich für die Züchtung die saftigen, wasserreichen Kartoffeln. Selbstverständlich müssen bei vergleichenden Untersuchungen nur diejenigen Kartoffelkulturen unmittelbar verglichen werden, für die dieselbe Kartoffelsorte verwendet wurde. Bei Mohrrüben ist das Verhalten ähnlich.

Von den tierischen Nährböden eignen sich für die Züchtung der Säurefesten besonders gut Hirnagar, Serumbouillon (nach v. Behring), Löffler'sches Serum, Glyzerinagar, Glyzerinbouillon. Zuckeragar, Zuckerbouillon geben ebenfalls gutes Wachstum. Der Hesse'sche Nährboden gab wenig befriedigende Resultate. Serum mit Proskauers Nährsalzen versetzt, trocknet zu schnell aus; es kann deshalb nicht gut für langsam wachsende Kulturen verwendet werden. Für gutes Gedeihen der Kulturen müssen die Nährböden schwach alkalisch oder neutral sein, ein geringer Grad von Acidität wird übrigens gut ertragen. Die Reaktion des Nährbodens bleibt nicht ohne Einfluſs auf die Beschaffenheit der Kulturen. So waren die auf alkalischen Kartoffelnährböden gezüchteten Tuberkelbazillenkulturen intensiv mennig-gelb gefärbt, während sie auf dem neutralen Boden grau-weiſs sind. Im allgemeinen ist die Zusammensetzung, die Reaktion des Nährbodens usw. von so groſsem Einfluſs auf das kulturelle wie auf das mikroskopische Verhalten der säurefesten Mikroorganismen, daſs man nur unter Berück-

sichtigung aller angedeuteten Verhältnisse ein klares Urteil über das Verhalten der Formen gewinnen kann. Auf den verschiedenen Nährböden heben sich verschiedene morphologische und biologische Merkmale der Mikroorganismen in wechselndem Grade hervor. So eignet sich der Kartoffelnährboden am besten, um die Kolben und Keulen zu studieren; die Mohrrüben bei 28 ° C. scheinen für die Fragmentation besonders günstig zu sein. Auf Serum sind die Individuen im allgemeinen kürzer, als sonst. Von grofser Wichtigkeit ist auch hier die Züchtungstemperatur. Die Veränderungen, die durch passende Wahl des Nährbodens hervorgebracht werden können, die so grofs sind, dafs sie manchmal zur Aufhebung der typischen Merkmale führen, sind im ersten Teil dieser Arbeit bei den Einzelbesprechungen der Formen hervorgehoben worden.

Farbstoffbildung.

Im Zusammenhang mit der Züchtungstemperatur und unter Umständen mit dem Alter der Kultur steht die Farbstoffbildung, die bei fast allen Säurefesten stattfindet. Je niedriger die Temperatur, bei der die Züchtung vor sich geht, desto intensiver ist die Farbstoffbildung. Sie kann sogar überhaupt erst bei niedrigeren Temperaturen auftreten. So sind z. B. die Smegmabazillenkulturen bei 37 ° C. gewöhnlich farblos, dagegen bei 28 ° C. und 22 ° C. orange. Dieselben Formen können unter Umständen verschiedene Farbennüancen aufweisen. Die Wahl des Nährbodens ist gleichfalls nicht ganz ohne Einflufs. Die Kartoffelkulturen der Blindschleichentuberkelbazillen sind weifs, während die Hirnagarkulturen stellenweise rosa bis gelbrosa sind. Weitere Bedingung für die Farbstoffbildung ist manchmal ein gewisser Grad der Feuchtigkeit. So z. B. haben die sonst farblosen Hirnagarkulturen von Blindschleichentuberkelbazillen nur in der Nähe des Kondenswassers einige gefärbte Partieen. Im allgemeinen ist die Skala der Farbentöne ziemlich reich; wir treffen hier alle Übergänge von weifs-grau und weifs-gelb zu rötlich, orange und ockergelb.

Aërobes Wachstum.

Ein bestimmender Faktor im Leben der säurefesten Mikroorganismen ist das Vorhandensein von Sauerstoff. Die negativ ausgefallenen Versuche, sie anaërob zu züchten, lassen sie als obligat aërob bezeichnen.

Die sämtlichen Säurefesten haben zwei charakteristische Eigenschaften gemeinsam: 1. sie besitzen keine Eigenbewegung und 2. sie verflüssigen nicht die Gelatine.

Sehr übereinstimmend ist weiter das Verhalten aller Säurefesten gegen hohe Temperaturgrade. Um die Widerstandsfähigkeit zu prüfen wurden Bouillonaufschwemmungen von 4—5 Tage alten, sowie vierwöchentlichen Kulturen in sterile Glaspipetten gebracht, die nach der Auffüllung zugeschmolzen wurden. Die Pipetten wurden während einer Stunde im Wasser von bestimmter Temperatur gehalten und dann auf Bouillon und Glyzerinagarröhrchen geimpft. Der zuletzt genannte Nährboden hat sich als günstiger erwiesen; die Resultate, die damit erzielt werden, sind besonders zuverlässig.

Die Ergebnisse der Abtötungsversuche mögen in folgender Tabelle zusammengestellt werden.

Widerstandsfähigkeit der Säurefesten gegen Erhitzung.

	50° C.	55° C.	60° C.	65° C.	70° C.
Tuberkelbazillen[1] .	+ in einem Fall; in zwei anderen —	—	—	—	—
Geflügeltuberkelb. .	+	+	—	—	—
Blindschleichentb. .	+	—	—	—	—
Leprabazillus . . .	+	—	—	—	—
Timotheebazillus .	+	+	+	—	—
Mistbazillus . . .	+	+	+	+	—
Tobler III	+	+	+	+	—
Grasbazillus II . .	+	+	+	Spuren von Wachstum	—
Pseudotb. Petri . .	+	+	+	Spuren von Wachstum	—
Tobler II	+	+	+	+	Spuren von Wachstum
Tobler IV	+	+	+	—	—
Tobler I	+	+	+	+	—
Tobler V	+	+	+	—	—
Korn I	+	+	+	—	—
Smegmabazillus . .	+	+	+	Spuren von Wachstum	—

Diese Versuche fielen für junge wie für alte Kulturen im gleichen Sinne aus.

Säure- resp. Alkalibildung.

Interessant ist das Verhalten der säurefesten Stämme in bezug auf Säure- oder Alkalibildung. Zum Nachweis der Reaktion wurden als Nährböden Lakmusbouillon, Lakmustraubenzuckerbouillon und Lakmusmilchzuckerbouillon verwendet. Gleich alte Kulturen wurden

1) + bedeutet Wachstum; — Abtötung der Kultur.

zu gleicher Zeit auf je drei Röhrchen geimpft. Die Bouillonkulturen müssen während längerer Zeit fast jeden Tag kontrolliert werden, weil die Reaktion sehr subtil ist. Es kommt nicht selten vor, dafs sie nach einiger Zeit umschlägt. Da die Reaktionen stark schwanken und nicht gleichförmig verlaufen, so lassen sich die Resultate nicht gut in wenige Worte kleiden. Sie lassen sich am besten in einer Tabelle darstellen. Die Kulturen wurden bei 37° C. resp. 28° C. (Blindschleichentb.) aufbewahrt und täglich kontrolliert. Nach zwei Monaten trat eine Veränderung der Reaktion nicht mehr ein.

Säure- und Alkalibildung in lakmusgefärbter Bouillon, Traubenzuckerbouillon und Milchzuckerbouillon.

	Lakmusbouillon	Lakmustraubenzuckerbouillon	Lakmusmilchzuckerbouillon
Tuberkelbazillus	Keine deutliche Veränderung	Nach 26 Tagen Abschwächung der Farbe	Nach 28 Tagen Abschwächung der Farbe
Geflügeltubrklbaz.	Nach 23 Tagen Abschwächung der Farbe	Nach 21 Tagen ist die Farbe abgeschwächt, rötlich schimmernd Nach 7 Wochen ausgesprochen sauere Reaktion	Nach 26 Tagen Säurebildung
Blindschleichentuberkelbazillus	Nach 12 Tagen Andeutung von Alkalibildung Am 16. Tage deutliche alkalische Reaktion	Am 9. Tag schwache Reduktion mit rötlichem Schimmer Die Reduktion wird allmählich intensiver; nach ungefähr 5 Wochen vollständige Entfärbung Nach 6 Wochen wiederum Verfärbung der Bouillon mit rötlichem Schimmer	Nach 14 Tagen Abschwächung der Farbe Am 19. Tag alkalische Reaktion
Leprabazillus	Nach 7 Wochen ist die Farbe abgeschwächt, mit rötlichem Schimmer Nach und nach wird die rote Farbe intensiver	Am 7. Tag sauere Reaktion; leuchtend rot gefärbt	Nach 7 Tagen sauere Reaktion
Timotheebazillus	Am 5. Tag deutliche Alkalibildung	Am 3. Tag Reduktion der Farbe; am 5. vollständige Entfärbung Nach wiederholtem Zusatz von steriler Lakmuslösung wiederholt sich die Reaktion in derselben Weise, bis endlich nach 7 Wochen eine schöne rote Färbung auftritt; die Reaktion bleibt von diesem Moment an konstant: sauer	Nach 3 Wochen leichte Abschwächung der Farbe mit rötlichem Schimmer Nach 5 Wochen sind die Kulturen intensiv rot gefärbt Die Reaktion bleibt jetzt konstant

	Lakmusbouillon	Lakmustraubenzucker-bouillon	Lakmusmilchzucker-bouillon
Mistbazillus	Am 9. Tag Andeutung von Alkalibildung Nach 13 Tagen: Alkalibildung deutlich Nach 7 Wochen schimmern die Kulturen etwas rötlich	Am 2. Tag vollständige Entfärbung Nach Zusatz von steriler Lakmuslösung wird die Bouillonkultur tiefrot gefärbt; in 14 Tagen darauf tritt Abschwächung der Farbe ein; innerhalb 48 Stunden schlägt die Reduktion um, die Bouillon färbt sich rötlich bis endlich ganz rot	Am 9. Tag Andeutung von Alkalibildung Nach 15 Tagen starke Reduktion Nach 3 Wochen Alkalibildung Nach 5 Wochen ist die Kultur intensiv rot gefärbt — Säurebildung
Tobler III	Am 3. Tag Abschwächung der Farbe Am 13. Tag Andeutung von alkalischer Reaktion Nach 4 Wochen intensiv rote Färbung	Nach ungefähr 3 Wochen sind die Kulturen intensiv rot gefärbt	Am 4. Tag Reduktion Nach 5 Wochen sind die Kulturen intensiv rot gefärbt.
Grasbazillus II	Am 9. Tag Andeutung von Alkalibildung Nach 3 Wochen: Alkalibildung deutlich Nach ungefähr 6 Wochen sind die Kulturen rot gefärbt	Am 7. Tag Entfärbung; nach Zusatz von steriler Lakmuslösung erfolgt nochmals Reduktion; am 18. Tag ist die Bouillon hellrot gefärbt Die Reaktion weist wiederholt dieselben Schwankungen auf Nach 7 Wochen färbt sich die Bouillon dunkel violett; die Reaktion bleibt konstant	Nach 3 Wochen sind die Kulturen intensiv dunkelrot gefärbt Nach 7 Wochen rotviolett
Pseudotuberkulosebazillus Petri	Am 3 Tage Abschwächung der Farbe; Andeutung von Alkalibildung Nach 3 Wochen alkalische Reaktion Nach und nach schlägt die Reaktion um, nach ungefähr 7 Wochen ist die Bouillon schmutzig rot gefärbt	Am 3. Tag Entfärbung Nach Zusatz von steriler Lakmuslösung färbt sich die Bouillon nach ungefähr 3 Wochen intensiv rotviolett; die Reaktion verläuft ähnlich wie bei Grasbaz. II	Am 3. Tag Abschwächung der Farbe; Andeutung von alkalischer Reaktion Am 9. Tag Alkalibildung deutlich Nach 4 Wochen: Bouillon rötlich schimmernd Nach ungefähr 7 Wochen rot gefärbt
Tobler II	Am 7. Tag Entfärbung Nach Zusatz von steriler Lakmuslösung werden die Kulturen rot violett Nach 3 Wochen tiefrot.	Am 3. Tag Entfärbung Nach Zusatz von steriler Lakmuslösung wird die Bouillon tief rot; es tritt wiederholt Entfärbung resp. Abschwächung der Farbe ein; nach 3 Wochen sind die Kulturen rot gefärbt; die Reaktion bleibt konstant	Am 7. Tag Entfärbung Nach Zusatz von steriler Lakmuslösung werden die Kulturen rotviolett Nach 3 Wochen — tiefrot

	Lakmusbouillon	Lakmustraubenzucker-bouillon	Lakmusmilchzucker-bouillon
Tobler IV	Am 11. Tag Andeutung von Alkalibildung Nach 4 Wochen sind die Kulturen intensiver gefärbt mit rötlichem Schimmer Nach 5 Wochen ist die rote Färbung intensiver	Am 5. Tag Entfärbung Nach Zusatz von steriler Lakmuslösung — rotviolette Färbung Nach wiederholten Schwankungen bleibt die Reaktion nach 13 Tagen konstant; die Bouillon färbt sich rot	Am 11. Tag Andeutung von Alkalibildung Nach 4 Wochen sind die Kulturen intensiver gefärbt, mit rötlichem Schimmer Nach 5 Wochen ist die rote Färbung intensiver
Tobler I	Am 3. Tag ausgesprochene Säurebildung; die Reaktion ist konstant		
Tobler V	Am 9. Tag Entfärbung; die Reduktion der Farbe wiederholt sich Nach 7 Wochen tritt eine konstante Reaktion ein: die Bouillon bleibt tief rot gefärbt	Am 6. Tag Entfärbung; nach Zusatz von steriler Lakmuslösung rotviolette Färbung Die Reduktion der Farbe wiederholt sich	Am 7. Tag Entfärbung Die Reaktion verläuft wie mit Lakmusbouillon
Korn I	Am 8. Tag Entfärbung; nach Zusatz von steriler Lakmuslösung — rot-violette Färbung Am 11. Tag wiederum Abschwächung Nach 18 Tagen sind die Kulturen dunkelrot gefärbt	Am 9. Tag Entfärbung; nach Zusatz von steriler Lakmuslösung färben sich die Kulturen nach 18 Tagen dunkelrot	Am 10. Tag Andeutung von Alkalibildung Nach 3 Wochen Abschwächung der Farbe mit rötlichem Schimmer Nach 5 Wochen sind die Kulturen intensiver rot gefärbt
Smegmabazillus	Am 2. Tag Entfärbung; nach Zusatz von steriler Lakmuslösung tritt noch einmal Abschwächung der Farbe ein Nach ungefähr 3 Wochen schlägt die Reaktion um: die Bouillon färbt sich dunkel-violett	Am 2. Tag Abschwächung der Farbe Am 6. Tag intensiv blutrote Farbe	Am 2. Tag starke Abschwächung der Farbe Am 6. Tag intensive blutrote Farbe Am 17. Tag Entfärbung; nach Zusatz von steriler Lakmuslösung wiederholt sich die Entfärbung fast je 24^h Nach 7 Wochen werden die Kulturen violett gefärbt.

Aus der vorstehenden Tabelle ist ersichtlich, dafs einige Kulturen, wie z. B. Tobler I, Smegmabazillus u. a., ausgesprochene Säurebildner sind. Andere verhalten sich je nach dem Nährboden verschieden. So z. B. gibt bei dem Timotheebazillus die Lakmusbouillon alkalische, die Lakmustraubenzuckerbouillon sauere Reaktion. Interessant war es zu prüfen, wie die verschiedenen Mikroorganismen auf eine Beimengung von Neutralrot reagieren, ob sie auch hier imstande sind den Farbstoff zu reduzieren. Für diese Untersuchung wurden zweierlei Nährböden verwendet:

Neutralrotzuckeragar und Neutralrotgelatine (Heller). Bei Neutralrotgelatine traten die Reaktionen früher und deutlicher als bei Neutralrotzuckeragar zum Vorschein. Der Übersichtlichkeit wegen mögen die mit Neutralrotgelatine erzielten Resultate in einer kleinen Tabelle zusammengestellt werden. Die Neutralrotgelatinekulturen wurden am 1./II. angelegt.

Reduktion von Neutralrotgelatine.

	3/II	4/II	5/II	8/II	11/II	13/II
Tuberkelbazilius .						Geringe Abschwächung der Farbe
Geflügeltuberklbaz.				Die Farbe leicht abgeschwächt	do.	do.
Blindschleichentuberkulosebaz. .			Geringe Abschwächung der Farbe	do.	do.	do.
Leprabazillus . .				Die Farbe leicht abgeschwächt	do.	do.
Timotheebaz. . .					Farbe abgeschwächt	Farbe intensiver abgeschwächt; schwache Fluorescenz
Mistbazillus . . .		Farbe abgeschwächt	Reduktion stärker; schwache Fluorescenz	Reduktion stärker	do.	do.
Tobler III . . .			Deutliche Reduktion		Reduktion intensiver	Reduktion intensiver
Grasbazillus II . .				Farbe leicht abgeschwächt	do.	Farbe intensiver abgeschwächt
Pseudotuberkulosebazillus Petri. .		Farbe abgeschwächt	Reduktion stärker	Reduktion stärker	do.	Starke Reduktion
Tobler II	Die Farbe leicht abgeschwächt	Farbe stärker abgeschwächt; fluoreszierend	do.	Reduktion stärker	do.	do.

	3/II	4/II	5/II	8/II	11/II	13/II
Tobler IV . . .			Farbe leicht abgeschwächt	Stärkere Abschwächung; schwache Fluorescenz	do.	do.
Tobler I		Farbe abgeschwächt	do.	do.	Farbe intensiver abgeschwächt, schwache Fluorescenz	do.
Tobler V				Farbe abgeschwächt	do.	Farbe intensiver abgeschwächt; Fluorescenz
Korn I			Farbe abgeschwächt	do.	Intensive Abschwächung der Farbe	Starke Reduktion
Smegmabazillus . .	Farbe abgeschwächt; fluoreszierend	Farbe stärker abgeschwächt	Intensiver reduziert	Vollständige Reduktion; goldgelbe Färbung	do.	do.

Ordnet man die Mikroorganismen nach ihrem Reduktionsvermögen, so erhält man folgende Tabelle:

Smegmabazillus, Pseudotb. Petri, Mistbazillus, Tobler II, Tobler III, Tobler V, Korn I, Timotheebazillus, Tobler IV, Tobler I, Grasbazillus II, Lepra, Blindschleichentbbazillus, Geflügeltbbazillus, Tuberkelbazillus.

Nicht in allen Fällen verläuft die Reaktion derjenigen in Lakmusbouillon analog. Bei Smegmabazillus ist eine gewisse Übereinstimmung zu bemerken. Bei allen Kulturen auf Neutralrotzuckeragar war die Reaktion schwächer ausgesprochen, bei einigen Stämmen sogar kaum wahrnehmbar. Nur bei Smegmabazillus war sie ebenso intensiv wie auf Gelatine. Nach ungefähr drei Wochen schlug die Reaktion um: die Kultur färbte sich, von der Oberfläche ausgehend, wieder rötlich, ein Verhalten, das demjenigen des Diphtheriebazillus entspricht.

Abschnitt IV. Systematisches.

Nachdem wir die säurefesten Mikroorganismen einzeln und im Zusammenhang behandelt haben, gehen wir jetzt dazu über, sie von

dem pflanzensystematischen Standpunkte aus zu betrachten. Zweifellos bilden die „Säurefesten“ eine Gruppe, da sie eine Reihe charakteristischer Merkmale gemein haben. Diese sind: Fortpflanzungserscheinungen, mikroskopischer Bau, Fehlen der Eigenbewegung, Form des Wachstums, Nichtverflüssigen der Gelatine usw. Welcher Platz ist dieser Gruppe im System der Pflanzen zuzuweisen?

Nachdem im Laufe der letzten Jahre zunächst bei den Tuberkuloseerregern die Verzweigungen festgestellt worden sind, meinten zahlreiche Forscher die betreffenden Formen aus dem Reiche der Spaltpilze entfernen zu müssen, um sie dem System an einer anderen Stelle einzureihen. Im Laufe der Zeit sind alle möglichen Ansichten über die Stellung der säurefesten ausgesprochen worden und demgemäfs für die ganze Gruppe die verschiedensten Benennungen vorgeschlagen. Metschnikoff fafste den Tuberkuloseerreger als ein besonderes Stadium in dem Entwicklungskreise einer Fadenbakterie auf. Diese soll nach ihm die Fähigkeit haben, durch Knospung auszuwachsen, wodurch verzweigte Bildungen zustande kämen. Als Sporen sieht Metschnikoff die kleinen rundlichen Körper an, die sich stärker als der Rest des Zellinhaltes färben. Metschnikoff schlägt für die Tuberkelbazillen den Namen „Sklerothrix Kochii“ vor.

Klein meint, dafs der Tuberkuloseerreger nur eine Phase im Entwicklungsgang eines Mikrobions, welches den Mycelpilzen morphologisch verwandt ist, darstellt. Kral, Dubard und einige andere Forscher gliedern die Tuberkuloseerreger samt den Aktinomyceten den Fadenpilzen ein.

Die letztere Ansicht gewinnt an Wahrscheinlichkeit, je näher und eingehender man die säurefesten Mikroorganismen untersucht. Die Säurefesten konnte man nur so lange für Bakterien halten, als man ihre charakteristischen Eigenschaften nicht kannte oder noch nicht richtig zu deuten verstand. Für die ältere Auffassung sprachen die Stäbchenform, die Vermehrung durch Zweiteilung, die pathogenen Eigenschaften, die seltenen Verzweigungen. Diese Merkmale, die man als charakteristisch für die Formen hielt, sind nicht die am meisten typischen: sie stellen vielmehr einen Zustand in dem Entwicklungscyklus des an die parasitäre Lebensweise angepafsten Mikroorganismus dar. Die Verzweigungen, die verschiedenen Arten der Fortpflanzung, die verschiedenen Wachstumsformen, die hauptsächlich bei der künstlichen Züchtung hervortreten, bilden den besten Beweis dafür. Die zuletzt erwähnten Merkmale können dazu führen die säurefesten Mikroorganismen in die Abteilung der Pilze und zwar vorläufig in diejenige

der Hyphomyceten, der Fadenpilze, zu verweisen. Aller Wahrscheinlichkeit nach, wird man die Säurefesten höher einreihen können, wenn nur die Fortpflanzungsformen, auf die in dieser Arbeit aufmerksam gemacht wird, näher untersucht werden.

Eine den Säurefesten im System ähnliche Stellung nimmt die Gruppe der Aktinomyceten ein, die nach den neuesten Untersuchungen ganz zweifellos von den Schizomyceten zu trennen ist. Die Verwandtschaft zwischen den Säurefesten und den Aktinomyceten ist sehr eng. Manche wesentliche Unterschiede der beiden Formen machen es aber unmöglich sie in eine Gruppe zusammenzubringen. So sind die Wachstumsformen der beiden Gruppen durchaus verschieden. Bei sämtlichen Säurefesten lassen sich die Kulturen leicht von der Unterlage abheben, — bei den meisten Aktinomyceten ist dies nicht der Fall, da dieselben Ausläufer bilden, die in den Nährboden eindringen und sich mit ihm verankern. Was die morphologischen Merkmale anbetrifft, so weichen die Fortpflanzungsformen ebenfalls von einander ab: die Segmentation, die für die Aktinomyceten angegeben wird, konnte ich bei den Säurefesten nicht feststellen. Ein abschliefsendes Urteil möchte ich mir nicht erlauben. Es bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten, dieses Verhalten noch eingehender zu erläutern.

Verzweigungen kommen bei beiden Formen vor; das ist einer der Hauptgründe, weshalb man die beiden Formen für verwandt hielt. [1])

Andererseits lassen sich die Säurefesten an eine andere Gruppe, nämlich die der Diphterieerreger zwanglos angliedern.

Die Bakteriennatur dieser Mikroorganismen ist im Laufe der letzten Jahre, nachdem man auch bei ihnen verzweigte Formen gefunden hatte, vielfach bestritten worden. Als Verbindungsglied zwischen den Diphteriebazillen und den Säurefesten ist der Smegmabazillus anzusehen.

Wenn wir die gegenseitigen Beziehungen der Säurefesten eingehender untersuchen, so müssen wir die Frage über die Aufstellung von Arten und Varietäten in folgender Weise beantworten. Wir können bei den Säurefesten von echten Arten nicht sprechen, wenn wir hier die in der Botanik und Zoologie leitenden Prinzipien für die Unterscheidung derselben berücksichtigen. Wie in der Einleitung bereits auseinandergesetzt wurde, können für die Annahme verschiedener Arten nur die wesentlichen Merkmale mafsgebend sein. Diejenigen Eigenschaften aber, die durch Einwirkung gewisser Eingriffe

1) Was die systematische Stellung der Aktinomyceten anbetrifft, so verweise ich auf die Arbeit von Herrn Haass: „Zur Kenntnis der Aktinomyceten."

Schwankungen unterliegen, können hier deshalb nicht in Betracht kommen: solche Eigenschaften sind für Varietäten charakteristisch.

Wie verhalten sich in dieser Beziehung die Säurefesten? Die wesentlichen Merkmale, d. h. in diesem Falle die Fortpflanzungserscheinungen, der mikroskopische Bau, die Wachstumsform, die Beschaffenheit der Kolonieen, Fehlen der Eigenbewegung, Nichtverflüssigen der Gelatine, — das alles ist für sämtliche Säurefeste bei verschiedenen Bedingungen ganz typisch und konstant. Sie weichen voneinander in bezug auf Verzweigungen, Farbstoffbildung, Gröfse der Individuen, Anpassung an bestimmte Temperaturgrade, Säurefestigkeit, — also Merkmale, die, wie wir gesehen haben, in direktem Zusammenhang mit den Kulturbedingungen, mit der saprophytischen resp. parasitischen Lebensweise stehen. Diese morphologischen und biologischen Unterschiede, denen die Säurefesten ausgesetzt sind, lassen nur die Annahme verschiedener Varietäten zu.

Wir haben bis jetzt von der botanischen Einteilung gesprochen. Bekanntlich werden aber für die Klassifikation der krankheitserregenden Mikroorganismen die krankheitserregenden Eigenschaften ebenfalls berücksichtigt. So erklärt es sich, dafs eine Anzahl Mikroorganismen, wie z. B. die Vertreter der Typhus- und Coligruppe, die man streng botanisch auch nur als Varietäten auffassen würde, in der bakteriologischen Literatur als getrennte Arten beschrieben werden. Die Gruppe, die uns beschäftigt, spielt in dieser Beziehung eine äufserst wichtige Rolle: ist der Tuberkelbazillus als derjenige Krankheitserreger zu bezeichnen, welcher die meisten Erkrankungen beim Menschen und beim Rinde hervorruft, und werden heute noch Mikroorganismen, welche wie der menschliche und der Säugetiertuberkelbazillus nur einen Unterschied im Grad der Virulenz zeigen, als verschiedene Typen unterschieden.

Einen Beweis für die grofse Bedeutung der hier aufgeworfenen Frage können wir in den ausführlichen Referaten und Mitteilungen an dem diesjährigen internationalen Tuberkulosekongrefs in Paris erblicken. Die drei Referenten des Themas „Vergleichendes Studium der verschiedenen Tuberkulosearten", Arloing, Kossel und Ravenel, gelangen nicht zu völlig übereinstimmenden Schlufssätzen. Arloing vertritt die Ansicht, dafs sämtliche Tuberkulosebazillen „wie eine Kette" bilden, „in welche von Zeit zu Zeit gröfsere, sozusagen die von gewissen Bakteriologen angenommenen Typen vorstellende Ringe eingegliedert werden. Diese Ringe aber verschmelzen sich unmerklich mit den vor- und nachstehenden. . . . Das Wort

,Typus' ist blofs um kurz das gewöhnliche Vorkommen besonderer Charaktere bei einem Bazillus anzudeuten zu gebrauchen und kann in diesem bestimmten Sinne wohl dienen."

Kossel spricht hingegen von verschiedenen Typen, dem Typus humanus und dem Typus bovinus.

Ravenel anerkennt die zwei Typen, hebt aber wie die zwei anderen Referenten das Vermögen der Bazillen des Typus bovinus in den menschlichen Körper einzudringen hervor.

Der Hühnertuberkulosebazillus wird von Arloing nicht als eine besondere Art, sondern nur als ein dem Geflügelorganismus angepafster Tuberkelbazillus bezeichnet, welcher durch Zwischenstufen mit dem Säugetiertuberkulosebazillus verbunden ist. Kossel erwähnt den Hühnertuberkulosebazillus als einen von den beiden Typen (humanus und bovinus) verschiedenen Tuberkelbazillus.

Rabinowitsch vertritt einen Standpunkt, der dem unserigen entspricht, indem sie anführt, dafs die Erreger der Säugetier- und Geflügeltuberkulose „als verschiedenen Tierspezies angepafste Varietäten einer Art aufgefafst" werden müssen.

Arloing nimmt an, dafs echte Tuberkulose auch bei Kaltblütern besteht, und dafs der Erreger dieser Erkrankung von den Säugetiertuberkelbazillen herkommt. Nach Kossel werden hingegen die Kaltblütertuberkelbazillen als weit verbreitete Saprophyten betrachtet, die nur hinsichtlich der Säurefestigkeit bis zu einem gewissen Grade mit den echten Tuberkelbazillen übereinstimmen, sonst aber nichts mit ihnen zu tun haben.

Die Aufstellung verschiedener „biologischer Arten" hätte eine gewisse Berechtigung vom praktischen Standpunkte aus. Aus dem hier Mitgeteilten ist aber ersichtlich, dafs eine solche Einteilung zurzeit nicht möglich ist, da die Ansichten der einzelnen mafsgebenden Autoren sehr weit auseinander gehen. Wir wollen uns an das weiter oben Gesagte halten und nur die botanischen Merkmale berücksichtigen. Vielleicht wäre die ganze Tuberkulosefrage richtiger behandelt worden, wenn von Anfang an die morphologischen Eigenschaften eingehender berücksichtigt worden wären, und wenn nicht die Virulenz, welche als konstantes Merkmal nicht angesehen werden kann, allzu sehr in den Vordergrund gestellt worden wäre. — Unter Berücksichtigung der bereits angegebenen Gründe wollen wir versuchen die Stellung der Gruppe der Säurefesten im System näher zu definieren.

Mit dieser Frage hat man sich insbesondere in der neuesten Zeit vielfach befafst. Verschiedene Benennungen sind geschaffen

worden, um die wesentlichen Merkmale der Säurefesten und ihre Beziehungen zu anderen Gruppen hervorzuheben. Wiederholt versuchte man die Tuberkelbazillengruppe in eine genetische Beziehung zu den Streptotricheen zu setzen. Die Streptothrix nimmt eine ganz bestimmte Stelle in der Familie der Chlamydobakteriaceen ein, mit denen die Säurefesten wenig zu tun haben. Überhaupt mufs der Begriff Streptothrix bei der Ermittelung der Beziehungen der Säurefesten zu anderen Gruppen aufgegeben werden, da er von den meisten Forschern nicht präzise gefafst wird und infolgedessen den Anlafs zu gröfserer Verwirrung auf dem Gebiete der Systematik gibt. Lehmann und Neumann stellen die Säurefesten — Mykobakterium L. et N. — den Diphtheriebazillen — Corynebakterium L. et N. — am nächsten.

Auf Grund unserer Untersuchungen glauben wir die von Lehmann und Neumann für die Gattung Mykobakterium aufgestellten Merkmale genauer präzisieren zu können.

In der beigegebenen Tabelle sind die wichtigsten Eigenschaften der von uns untersuchten Stämme zusammengestellt.

Mykobakterium L. et N.

Schlanke, oft etwas gekrümmte Stäbchen, oft mit Neigung zu kolbigen Anschwellungen der Enden; Verzweigungen, besonders bei saprophytischen Kulturen häufig, und zwar schon in jungen Kulturen. Unbeweglich, keine Sporenformen im Sinne der Bakteriosporen, wohl aber Fragmente. Färbung mit den gewöhnlichen Farblösungen verschieden: die einen, besonders die parasitischen Formen, färben sich schwer, die anderen, saprophytischen, leicht. Parallel mit der Schwere der Färbbarkeit geht die Säurefestigkeit einher.

Aussehen der Kulturen: Wachstum der saprophytischen Formen leicht, der parasitischen schwerer. Keine Verflüssigung der Gelatine, kein Festhaften an dem Nährboden. Kulturen meist trocken, deutlich erhaben, unregelmäfsig, warzenförmig oder mit Fältelung Farbstoffbildung bei fast allen. Aërobes Wachstum.

Zum Schlufs sei mir erlaubt, Herrn Privatdozenten Dr. W. Silberschmidt-Zürich für die Anregung zu dieser Arbeit und für die mannigfache wirksame Unterstützung, sowie Herrn Prof. Dr. M. Ficker-Berlin für das Interesse, mit welchem er die Arbeit verfolgte und für seine vielen nützlichen Ratschläge meinen besten Dank auszusprechen. Ich fühle mich ebenfalls Herrn Professor Dr. H. Schinz-Zürich für den stets bereitwilligen Rat zum Dank verpflichtet.

Zusammenstellung der wichtigsten Eigenschaften der untersuchten Stämme.

Die in der letzten Rubrik verzeichnete Temperatur ist die Abtötungstemperatur während einer Stunde.

	Mikroskopisches Aussehen	Glyzerinagarkultur	Serumkultur	Kartoffelkultur	Glyzerinbouillonkultur	Reaktion in Lakmusbouillon	Abtötung bei
Tuberkelbazillus	Schlanke, leicht gekrümmte Stäbchen von 1,6—8,4 μ Länge, Keulen und Kolben; bei älteren Formen häufiger; Verzweigungen; Säurefestigkeit stark ausgesprochen	Anfangs weifs-graue oder gelblich-weifse Schüppchen, ziemlich erhaben, von starrer, brüchiger Konsistenz; in älteren Kulturen voluminöser, warzenförmiger Belag	Trockene, krümelige Schüppchen; das Blutserum wird nicht verflüssigt	Anfangs gelblich-weifse, krümelige Bröckelchen, matt oder glänzend; nach ungefähr 3 Wochen üppiger erhabener Belag	Dicke faltige Haut auf der Oberfläche	Sehr schwache Andeutung von Säurebildung	50° C. oder 55° C.
Rindertuberkulosebazillus	Stäbchen plumper als diejenigen der menschlichen Tuberkelbaz.; Keulen und Kolben häufig; Verzweigungen; stark säurefest	Trockener, erhabener, grau-weifser Belag; im Kondenswasser schwacher Bodensatz	Anfangs kleine weifse Körnchen, die dann zu einem weifsen, stellenweise glänzenden Belag konfluieren; auf der Oberfläche des Kondenswassers eine Haut, die auf der Glaswand emporsteigt	Belag gelblich-weifs, feucht, glänzend, aus kleineren und gröfseren Knötchen bestehend			
Geflügeltuberkulosebazillus	Feine kurze Stäbchen; Keulen und Kolben; Verzweigungen; ausgesprochen säurefest	Nach 3—4 Tagen kleine weifse oder gelbliche, tautropfenähnliche Pünktchen; nach einigen Wochen schmieriger, feuchter, gelber oder weifser Belag	Weicher, feuchter, gelblicher oder weifser Belag	Gelber, ziemlich trockener, erhabener Belag	Zartes Häutchen auf der Oberfläche; auf dem Boden ziemlich dicker Niederschlag; die Glyzerinbouillon wird getrübt; die Wände des Reagenzröhrchens scheinen wie von feinem Staub überzogen	Sauer	60° C.

	Mikroskopisches Aussehen	Glyzerinagarkultur	Serumkultur	Kartoffelkultur	Glyzerin-bouillonkultur	Reaktion in Lakmusbouillon	Abtötung bei
Blindschleichen-tuberkelbazillus	Ziemlich kurze Stäbchen; Keulen und Kolben nicht häufig; Verzweigungen; Säurefestigkeit schwächer als bei den Säugetiertuberkelbazillen	Der Belag ist grobgekörnt, wie aus vielen Schüppchen bestehend, weifs oder weifsgrau, häufig trocken und brüchig; im Kondenswasser eine Haut, die auf der Glaswand emporsteigt	Weifser oder grau-weifser, rauher trockener oder feuchter Belag; im Kondenswasser Hautbildung	Üppiger weifser oder grauweifser, aus Körnchen und Schüppchen bestehender Belag; im Fufswasser und auf der Glaswand üppige Hautbildung	Üppige Hautbildung	Alkalisch in Lakmusb. u. Lakmusmilchzuckerb.; sehr schwach sauer in Lakmustraubenzuckerbouillon	55° C.
Leprabazillus	Mittelgrofse bis lange Stäbchen; Kolben und Keulen; Verzweigungen; Säurefestigkeit nur in ganz jungen Kulturen deutlich	Kleine, tautropfenähnliche Kolonieen, die nach und nach zu einem weifsen, weichen bis schmierigen Belag konfluieren	Weicher weifser bis grauweifser-Belag		Auf der Oberfläche zartes Häutchen	Sauer	55° C.
Timothee-bazillus	Schlanke, etwas gekrümmte Stäbchen; Keulen und Kolben; Verzweigungen; ausgesprochen säurefest	Üppiger, matter, trockener, erhabener, graugelber bis ocker-gelber Belag mit reichlicher Fältelung	Dunkelgelber, trockener, gefalteter Belag	Schuppiges knötchenartiges Wachstum	Flockiger Bodensatz, dicke, gefaltete, ockergelbe Haut, die auf der Glaswand hoch emporsteigt	Sauer; in Lakmustraubenzuckerb. und Lakmusmilchzuckerb.; alkalisch in Lakmusbouillon	65° C.
Mistbazillus	Stäbchen von 0,9 bis 6 μ Länge, gerade oder gebogen; Keulen und Kolben; Verzweigungen häufig; säurefest	Anfangs kleine, glänzende, erhabene Kolonieen, die dann zu einem intensiv oder gelblichweifsen, glänzenden, scharf umrissenen Belag mit starker Fältelung zusammenfliefsen; im Kondenswasser Bodensatz, auf der Oberfläche der Flüssigkeit eine dünne Haut	Feucht glänzender üppiger Belag	Dunkelgelber, schmieriger, buchtig begrenzter Belag; das Glyzerinwasser ist getrübt; auf der Oberfläche des Fufswassers eine dünne Haut	Die Glyzerinbouillon wird leicht getrübt; flockiger Bodensatz; auf der Oberfläche dicke hellgelbe, auf der Glaswand emporsteigende Haut	Sauer; in Lakmusb. zuerst alkalische, dann schwach sauere Reaktion; in Lakmusmilchzb. zuerst alkalische, nachher stark sauere Reaktion	70° C.

	Mikroskopisches Aussehen	Glyzerinagarkultur	Serumkultur	Kartoffelkultur	Glyzerin-bouillonkultur	Reaktion in Lakmusbouillon	Abtötung bei
Tobler III	Schlanke 1,2—3,0 μ lange Stäbchen; Kolben häufiger als Keulen; Verzweigungen; die Säurefestigkeit nimmt in älteren Kulturen ab	Grau-gelber, matter, gefalteter Belag	Gelber weicher Belag	Üppiger gelber, schmieriger Belag; das Glyzerinwasser wird leicht getrübt	Gelbliche Kamhaut, flockiger Bodensatz; anfangs wird die Bouillon leicht getrübt	Sauer; in Lakmusbouill. zuerst Andeutung von alkalischer Reaktion	70° C.
Grasbazillus II	Verschieden lange, teilweise geknickte, oft zu fädigen Gebilden auswachsende Stäbchen; Kolben häufiger als Keulen; Verzweigungen häufig; Säurefestigkeit gut ausgesprochen	Grau-weifser (bei niedrigeren Temperaturen gelblich-rosa u. orange) feuchter, leicht gekörnter und gerunzelter Belag	Granulierter, gerunzelter Belag	Grau-weifser, schmieriger, warziger, gekörnter Belag; stellenweise orange gefärbt, trocken, fein granuliert; auf der Oberfläche des Kondenswassers Hautbildung	Üppige gelblich-weifse (bei niedrigeren Temperaturen intensiv orange gefärbte) Kamhaut	Sauer; in Lakmusbouill. zuerst deutliche Alkalibildung	70° C.
Pseudotuberkulose-bazillus Petri	Verschieden lange, ziemlich plumpe Stäbchen; Keulenformen häufiger als Kolben; Verzweigungen; Säurefestigkeit gut ausgesprochen	Weifs-grauer, feuchter, glänzender, gelappter und scharf umrissener Belag; die älteren Kulturen sind gerunzelt oder netzartig gezeichnet und unter Umständen gelblich-orange gefärbt	Grau-weifser od. weifs-gelber, feuchter, glänzender Belag; stellenweise schwammige Struktur	Üppiger, grau-weifser, feuchter, wulstiger Belag; auf der Oberfläche des Fufswassers eine dicke Haut	Auf der Oberfläche eine grau-weifse Haut; beim Schütteln zerfällt sie in Krümeln, die zu Boden sinken; manchmal leichte Trübung d. Bouill.	Schwach sauer; in Lakmusbouill. und Lakmusmilchzb. zuerst Andeutung von Alkalibildung	70° C.
Tobler II	Stäbchen von 0,9 bis 12,6 μ Länge; Keulen und Kolben; Verzweigungen; säurefest	Grau-weifser, saftiger, glänzender, gefalteter, blattartig umrissener Belag; im Kondenswasser flockiger Bodensatz; auf der Oberfläche des Kondenswassers schwache Hautbildung	Grau-weifser, glänzender, gefalteter Belag	Grau-weifser, feuchter, schmieriger Belag; im Fufswasser Bodensatz und Hautbildung	Auf der Oberfläche grau-weifse, gefaltete, warzige Haut; flockiger Bodensatz	Sauer	72° C.

	Mikroskopisches Aussehen	Glyzerinagarkultur	Serumkultur	Kartoffelkultur	Glyzerin-bouillonkultur	Reaktion in Lakmusbouillon	Abtötung bei
Tobler IV	Stäbchen von 1,2—8,4 μ Länge; kürzere Individuen überwiegen; Keulen und Kolben; Verzweigungen; Säurefestigkeit schwach ausgesprochen	Blattförmig umrissener, gefalteter, schwach rosa gefärbter Belag	Feuchter, weicher, rosa gefärbter Belag	Rosa gefärbter, üppiger, gerunzelter, anfangs feuchter und nachher matter Belag; im Fufswasser dicker Niederschlag	Flockiger Bodensatz; auf der Oberfläche eine grau-rosa dicke Kamhaut	In Lakmusbouill. und Lakmusmilchzb. zuerst alkalisch und nachher sauer; in Lakmustraubenzb. sauer	65 ° C.
Tobler I	Schlanke, leicht gekrümmte, 0,3—3,6 μ lange Stäbchen; Keulen und Kolben; Verzweigungen nicht sehr häufig; Säurefestigkeit schwach ausgesprochen	Trockener, scharf umrissener, granulierter, gefalteter, rötlich gefärbter Belag; auf der Oberfläche des Kondenswassers eine rötliche Haut, die auf der Glaswand emporkriecht	Granulierter, stellenweise feuchter, rötlicher Belag	Intensiv gefärbter, rötlicher, feuchter, unregelmäfsig begrenzter Belag; stellenweise knötchenartige Unebenheiten; auf der Oberfläche d. Fufswassers e. dünne, gekörnte, leicht zerreifsb. Haut	Rötlich gefärbte, gekörnte Haut, die auf der Glaswand hoch emporsteigt	Sauer	70 ° C.
Tobler V	Stäbchen von 1,2—16,8 μ Länge; ziemlich plump, oft gekrümmt; kolbige Anschwellungen, Verzweigungen; säurefest	Grau-weifser, matter, gefalteter Belag; auf der Oberfläche des Kondenswassers üppige weifse Haut	Grau-weifser gefalteter Belag	Grau-weifser, trockener Belag mit körniger Zeichnung am unteren Teile des Keiles und unregelmäfsiger buchtiger Begrenzung; von der Oberfläche des Fufswassers hebt sich e. stark gefalt. Haut auf d. Glaswand empor	Grau-weifse, üppige Haut; Bodensatz	Sauer	65 ° C.

	Mikroskopisches Aussehen	Glyzerinagarkultur	Serumkultur	Kartoffelkultur	Glyzerin-bouillonkultur	Reaktion in Lakmusbouillon	Abtötung bei
Korn I	1,2—18,0 μ lange Stäbchen, an den Enden häufig abgerundet, angeschwollen; die typischen Kolben kommen am häufigsten bei den ganz kurzen Individuen vor; Verzweiggn. häufig; ausgesprochn. säurefest	Der Belag ist grau-weifs, scharf umrissen, wie von einem feinen Netz durchzogen; in älteren Kulturen ist er feucht und gefaltet	Grau-weifser feuchter Belag	Grau-weifser trockener Belag; auf der Oberfläche des Fufswassers eine Haut, die auf der Glaswand emporsteigt	Grau-weifse, trockene, gefaltete Kamhaut; Bodensatz üppig	Sauer; in Lakmusmilchzuckerbouillon zuerst alkalisch	65 ⁰ C.
Smegmabazillus	Kurze, plumpe oder schlanke, gerade, selbst gekrümmte Stäbchen; Keulen und Kolben; Verzweigungen selten; die Widerstandsfähigkeit gegen Säuren ist gröfser als gegenüber Alkohol	Anfangs grau-weifser, dann gelblich-orange gefärbter feuchter Belag: im Kondenswasser flockiger Niederschlag	Grau-weifser oder orange-gelber feuchter Belag	Der Belag ist bei jungen Kulturen weich, schmierig u. feucht, in älteren trockener, warzenförmig oder aus vielen Knötchen und Schüppchen bestehend; auf der Oberfläche d. Fufswass. e. üppg. gefalt. Haut	Weifs-gelbe, üppige, gefaltete, auf der Glaswand emporsteigende Kamhaut; flockiger Bodensatz; bei jungen Kulturen ist die Flüssigkeit manchmal trübe	Sauer	70 ⁰ C.

Literatur.

Almquist E., Untersuchungen über einige Bakteriengattungen mit Mycelien. Zeitschr. f. Hyg. Bd. VI. 1890.

Arloing, Berichte an dem internationalen Tuberkulose-Kongrefs Paris 1905, pag. 96.

Aronson, Zur Biologie des Tuberkelbazillus. Berlin. klin. Wochenschr. 1898 Nr. 22.

Arrigo et Stampacha, Beitrag zum Studium der Tuberkulose. Ctrbl. f. Bakt. Bd. XXIII, 1898, pag. 64.

Ascher, Untersuchungen von Butter und Milch auf Tuberkelbazillen. Zeitschr. f. Hyg. Bd. XXXII, 1898, pag. 329.

Baumgartens Jahresberichte 1885—1901.

v. Behring, Roemer, Rüppel, Tuberkulose. Beiträge zur experiment. Therapie, Heft 5, 1902.

Bernheim und Folger, Über verzweigte Diphtheriebazillen. Ctrbl. für Bakt. Bd. XX. 1896.

Bonhoff, Über das Vorkommen von Tuberkelbazillen in der Marburger Butter und Milch. Hyg. Rundschau 1900 pag. 913.

Bordoni-Uffreduzzi, Über die Kultur des Leprabazillus. Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXVI, 1899, pag. 453.

— — Über die Kultur des Leprabazillus. Zeitschr. für Hyg. Bd. III. 1888.

Bruns H., Ein Beitrag zur Pleomorphie der Tuberkelbazillen. Ctrbl. für Bakt. Bd. XVII. 1895.

— — Zur Morphologie der Aktinomyces. Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXVI. 1899.

Bütschli, Bemerkungen über Cyanophyceen und Bakterien. Archiv für Protistenkunde Bd. I. 1902.

Coppen Jones, Über die Morphologie und systematische Stellung des Tuberkelpilzes und über die Kolbenbildung bei Aktinomykose und Tuberkulose. Ctrbl. für Bakt. Bd. XVII. 1895.

— — Über einen neuen bei Tuberkulose häufigen Fadenpilz. Ctrlbl. für Bakt. Bd. XIII. 1893.

Czaplewski, Zum Nachweis der Tuberkelbazillen im Sputum. Ctrbl. für Bakt. 1890, pag. 685 und 717.

— — Zur Kenntnis der Smegmabazillen. Med. Wochenschr. 1897 Nr. 43.

— — Über einen aus einem Leprafalle gezüchteten alkohol- und säurefesten Bazillus aus der Tuberkelbazillengruppe. Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXIII, 1898, pag. 97 und 189.

— — Die Untersuchung des Auswurfs auf Tuberkelbazillen. Jena 1891.

Deycke-Pascha und Reschad-Bey, Neue Gesichtspunkte in der Leprafrage. Deutsche med. Wochenschr. Nr. 13.

Ernst P., Über den Bazillus xerosis und seine Sporenbildung. Zeitschr. für Hyg. Bd. IV.

— — Über Kern- und Sporenbildung in Bakterien. Zeitschr. für Hyg. Bd. V pag. 428.

— — Über den Bau der Bakterien. Ctrlbl. für Bakt. Bd. VIII. 1902.

Feinberg, Über den Bau der Bakterien. Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXVII.

Ficker M., Zur Frage d. Körnchen u. Kerne d. Bakterien. Archiv f. Hyg. Bd. XLVI.

Fischel, F., Untersuchungen über Morphologie und Biologie des Tuberkuloseerregers. Fortschr. der Medizin Bd. X. 1893.

Fischel F., Zur Morphologie und Biologie des Tuberkuloseerregers. Berl. klin. Wochenschrift 1893 Nr. 41.

Fischer A., Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien, Jena 1897.

— — Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.

— — Untersuchungen über Bakterien. Pringsheims Jahrb. Bd. XXVII Heft I. 1894.

— — Vorlesungen über Bakterien. 1897.

Flügge, Die Mikroorganismen. 1896.

Fraenkel, Zur Kenntnis der Smegmabazillen. Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXIX, 1901, pag. 3.

Friedrich, Über strahlenpilzähnliche Wuchsformen des Tuberkelbazillus im Tierkörper. Deutsche med. Wochenschr. Nr. 41. 1897.

Grimme, Die wichtigsten Methoden der Bakterienfärbung. Ctrlbl. für Bakt. 1902.

Hegler, Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle. Jahrb. für wiss. Botanik Bd. XXXVI. 1901.

Hellström, Über Tuberkelbazillennachweis in Butter etc. Ctrbl. für Bakt. XXVIII, 1900, pag. 542.

Herr, Ein Beitrag zum Verhalten der Tuberkelbazillen bei Überimpfung auf Blindschleichen. Zeitschr. für Hyg. 1901 pag. 198.

— — Ein Beitrag zur Verbreitung der säurefesten Bakterien. Zeitschr. für Hyg. 1901, pag. 201.

Herr und Berinde, Untersuchungen über das Vorkommen von Tuberkelbazillen in der Butter. Zeitschr. für Hyg., 1901, pag. 152.

Hormann und Morgenroth, Über Bakterienbefunde in der Butter. Hyg. Rundschau 1898, pag. 217.

— — Weitere Mitteilungen über Tuberkelbazillen in Butter und in Käse. Hyg. Rundschau 1898, Nr. 22.

Karlinski J., Zur Kenntnis der säurefesten Bakterien. Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXIX, 1901, pag. 521.

Kedrowski, Kultur der Lepraerreger. Zeitschr. für Hyg. Bd. 37.

Klein E., Ein weiterer Beitrag zur Aetiologie der Diphtherie. Ctrlbl. für Bakt. Bd. 7. 1890.

Klein, Zur Geschichte des Pleomorphismus des Tuberkuloseerregers. Ctrbl. für Bakt. 1892 Bd. 12.

Koch R., Die Aetiologie der Tuberkulose. Mitteilungen aus dem kaiserlichen Gesundheitsamte Bd. II, 1882, pag. 1.

Koernicke M., Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Berichte der deutschen bot. Gesellsch. 1903.

Kohl, Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle und die mitotische Teilung ihres Kernes. 1903.

Korn O., Zur Kenntnis der säurefesten Bakterien. Ctrlbl. für Bakt. XXV, 1899, pag. 532.

— — Tuberkelbazillenbefunde in der Marktbutter. Arch. für Hyg. 1899, Bd. XXXVI pag. 57.

— — Weitere Beiträge zur Kenntnis der säurefesten Bakterien. Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXVI, 1900, pag. 481.

Kossel, Berichte an d. internat. Tuberkulose-Kongrefs, Paris 1905, pag. 118.

Kossel, Weber und Heufs, Vergleichende Untersuchungen über Tuberkelbazillen verschiedener Herkunft. Tuberkulosearbeiten aus d. kaiserl. Gesundheitsamte H. 1.
— — Tuberkulosearbeiten aus d. kaiserl. Gesundheitsamte, 1905, H. 3.
Kutscher, Neuere Arbeiten über die Bakterien der Tuberkelbazillengruppe. Berl. klin. Wochenschr. Nr. 9. 1905.
Lachner-Sandoval, Über Strahlenpilze. In.-Diss. Strafsburg 1898.
Lehmann und Neumann, Atlas und Grundrifs der Bakteriologie. 3. Aufl. 1904.
Levy E., Ein neues aus einem Fall von Lepra gezüchtetes Bakterium aus der Klasse der Tuberkelbazillen. Arch. für Hyg. XXX. 1897.
— — Über die Aktinomycesgruppe und die ihr verwandten Bakterien. Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXI, 1899, pag. 1.
— — Zur Morphologie und Biologie der Tuberkelbazillen. Zeitschr. für klin. Medizin Bd. 55. 1904.
Maffucci, Über Geflügeltuberkulose. Zeitschr. für Hyg. XI. 1892.
Marpmann, Zur Morphologie und Biologie der Tuberkelbazillen. Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXII. 1897.
Marx H. und Woithe F., Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXVIII.
Marx H., Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXVIII.
— — Ebenda XXIX.
Matzuschita, Über die Wachstumsunterschiede der Bazillen der Hühner- und der menschlichen Tuberkulose auf pflanzlichen, Gelatine- und Agarnährböden. Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXVI. 1899.
— — Über die Bakterien in besprengtem und nicht besprengtem Strafsenstaub. Arch. für Hyg. Bd. XXXV, 1899, pag. 252.
Mayer, Zur Kenntnis der säurefesten Bakterien. Ctrbl. für Bakt. Bd. XXVI.
Metschnikoff, Über die phagocytäre Rolle der Tuberkelriesenzellen. Virchovs Archiv Bd. 113. 1888.
Meyer A., Studium über Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Bakterien. Flora Bd. 84. 1897.
— — Über Geifseln, Reservestoffe, Kerne und Sporenbildung bei Bakterien. Flora Bd. 86. 1899.
— — Praktikum der botanischen Bakterienkunde. 1903.
Migula, System der Bakterien. Jena 1897.
Moeller A., Über dem Tuberkelbazillus verwandte Mikroorganismen. Therapeutische Monatshefte 1898 pag. 607.
— — Ein neuer säure- und alkoholfester Bazillus aus der Tuberkelbazillengruppe, welcher echte Verzweigungsformen bildet. Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXV, 1899, pag. 369.
— — Über die Beziehungen der Tuberkelbazillen zu den anderen säurefesten Bakterien und zum Strahlenpilze. Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXX, 1901, pag. 513.
— — Zur Verbreitungsweise der Tuberkelpilze. Zeitschr. für Hyg. Bd. XXXII, 1899, pag. 205.
Morgenroth, Über das Vorkommen von Tuberkelbazillen in der Margarine. Hyg. Rundsch. 1899.
Nakanishi, Über den Bau der Bakterien. Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXX.
Neisser A., Zeitschr. für Hyg. Bd. IV.
Neisser M., Ebenda Bd. XXIV.

Neufeld L., Beitrag zur Kenntnis der Smegmabazillen. Arch. für Hyg. Bd. 39. 1900.
Neukirch, Über Aktinomyceten. Dissertation, Strafsburg 1902.
van Niessen, Zeitschr. für Hyg. Bd. 50. 1905.
Nocard et Roux, Sur la culture du bacille de la tuberculose. Ann. de l'Inst. Pasteur. 1887.
Obermüller, Über Tuberkelbazillenbefunde in der Marktbutter. Hyg. Rundschau 1895.
— — Neuere Untersuchungen über das Vorkommen echter Tb.-Erreger in der Milch und den Molkereiprodukten. Hyg. Rundschau. 1900.
Petri, Zum Nachweis der Tb.-Bazillen in Butter und Milch. Hyg. Rundschau. 1897.
— — Arbeiten aus dem kaiserl. Gesundheitsamte Bd. IV. 1898.
Potet M., Etude sur les bactéries dites „Acidophiles", les paratuberculibacilles. Lyon 1902.
Rabinowitsch L., Deutsche med. Wochenschr. 1900 Nr. 16.
— — Zeitschr. für Hyg. Bd. XXVI. 1897.
— — Berl. klin. Wochenschr. 1904.
Rabinowitch, Mitteilung an d. internat. Tuberkulose-Kongrefs. Paris 1905.
Ravenel, Berichte an d. internat. Tuberkulose-Kongrefs, Paris 1905, pag. 135.
Römer, Tuberkelbazillenstämme. Beiträge zur exper. Therapie Heft 6. 1903.
Ružička, Über die biologische Bedeutung der färbbaren Körnchen des Bakterieninhaltes. Arch. für Hyg. Bd. 47.
— — Weitere Untersuchungen über den Bau und die allgemeine biologische Natur der Bakterien. Arch. für Hyg. Bd. 51 Heft 3.
Sander, Über das Wachstum von Tb.-Bazillen auf pflanzlichen Nährböden. Arch. für Hyg. Bd. XXVI.
Schaudinn, Archiv für Protistenkunde Bd. I.
Schulze, Untersuchungen über die Strahlenpilzformen des Tb.-Erregers. Zeitschr. für Hyg. XXXI.
Silberschmidt, Über Aktinomykose. Zeitschr. für Hyg. Bd. XXXVIII. 1901.
Spengler, Zeitschr. für Hyg. 1905 Bd. 49.
Stolz A., Über einen Bazillus mit Verzweigungen. Arch. für Hyg. Bd. 30. 1897.
v. Tavel, Vergleichende Morphologie der Pilze. 1892.
Thellung, Ctrlbl. für Bakt. Bd. 32.
Tobler M., Beitrag zur Frage des Vorkommens von Tb.- und anderen säurefesten Bazillen in der Marktbutter. Zeitschr. für. Hyg. Bd. 36. 1901.
Weber, Arbeiten aus dem kaiserl. Gesundheitsamte Bd. 29. 1902.
Weber und Bofinger, Tuberkulosearb. aus d. kaiserl. Gesundheitsamte Heft 1. 1904.
Zettnow, Zeitschr. für Hyg. Bd. XXXVIII.
Ziehl, Zur Färbung der Tb.-Bazillen. Deutsche med. Wochenschr. 1888.
— — Über die Färbung der Tb.-Bazillen. Ibidem. 1883.
Ziemann, Ctrlbl. für Bakt. Bd. XXIV.
Zopf, Die Spaltpilze. 2. Auflage. 1884.
Zupnik L., Zeitschr. für Hyg. 1905 Bd. 49.

Literatur.

Vogler, Paul, Die Eibe (Taxus baccata L.) **in der Schweiz.** Zürich, Albert Raustein.

Aus dieser hübschen Studie geht hervor, dafs die Eibe in der Schweiz besonders in Gebieten mit relativ reichen Niederschlägen sowie auf kalkreicher Unterlage auftritt. Wie die beigegebene Übersichtskarte über die jetzige Verbreitung von Taxus baccata deutlich erkennen läfst, ist diese immergrüne Conifere vor allem im Jura, zwischen Orbe und Baden, reichlich vertreten. Den eigentlichen Alpen fehlt sie fast gänzlich. Nur im Rhone- und Albulatal, im Pättigau und in einigen tessinischen Tälern dringt sie tiefer in die Alpenkette ein. Die höchsten Standorte liegen am Schynpasse und am Südabhange der Kurfirsten bei ca. 1700 m. Weitere Abschnitte beziehen sich auf die Beschreibung des Baumes, auf dessen Fortpflanzung, Giftigkeit, Verwendung usw. Für die Forstwirtschaft hat die Eibe wegen der langsamen Holzproduktion wenig Bedeutung. An vielen Orten jedoch ist das Holz wegen seiner Elastizität und Zähigkeit sehr geschätzt und findet zu Peitschenstöcken, Drechsler- und Schnitzarbeiten, zu Fafshahnen usw. oft Verwendung. In früherer Zeit lieferte die Eibe das wichtige Rohmaterial für die Armbrustbogen, so dafs — namentlich im 16. Jahrhundert — zu diesem Zwecke viel Eibenholz aus der Schweiz nach England ausgeführt wurde. Aus der ganzen Studie geht hervor, dafs die Eibe in der Schweiz noch nicht auf dem Aussterbeetat steht. Von den beiden Photographien veranschaulicht die Abbildung an den felsigen Abhängen bei Quinten am Wallensee die Eibe als Felsenpflanze. Hegi.

Bettelini, Arnoldo, La Flora legnosa del Sottoceneri (Cantone Ticino meridionale). Bellinzona, Tipografia e Litografia Cantonale.

Diese unter Leitung von Prof. Schröter in Zürich ausgeführte forstbotanische Studie gibt uns ein lehrreiches Bild von der Gehölzflora, deren Verbreitung und Formationen im südlichsten Teile der Schweiz, im Gebiete südlich vom Monte Cenere bis Chiasso an der italienischen Landesgrenze. Nach dem Verf. kommen 166 Gehölzarten in diesem Gebiete vor, von welchen — was aus der beigegebenen Karte deutlich hervorgeht — vor allem die Kastanie, die Buche, die Birke (Betula verrucosa), der Haselnufsstrauch, die Grauerle, die Hopfenbuche (Ostrya carpinifolia), Quercus cerris, die Lärche, die Rot- und Weifstanne ausgedehnte Bestände bilden. Die einzelnen Arten werden kritisch behandelt und deren Verbreitung innerhalb des Exkursionsgebietes in horizontaler und vertikaler Richtung genau angegeben. Ulex Europaeus, der Stechginster, der in der Schweiz einzig am Monte San Bernardo bei Lugano vorkommt, ist wahrscheinlich nicht einheimisch, sondern von einem Spanier, Dr. Brilli, eingeführt worden. Verschiedene mustergültige Photographien ergänzen den Text aufs angenehmste. Hegi.

Pharmakognosie des Pflanzen- und Tierreiches. Von **Fr. Schmitthamer** (Sammlung Göschen). Preis 80 Pfg.

Das kleine Buch dürfte als kurzes Repetitorium der Pharmakognosie ganz zweckmäfsig sein; es enthält eine Besprechung der im Arzneibuch für das D. R. aufgeführten offizinellen Arzneistoffe des Pflanzen- und Tierreiches und aufserdem auch eine Anzahl anderer gebräuchlicher Drogen.

Fr. Czapek, Biochemie der Pflanzen. II. Band. Jena, Gustav Fischer. 25 Mk.

Dem ersten Bande, den ich vor kurzem an dieser Stelle anzeigte, ist der zweite, doppelt so starke, bald gefolgt. Er erfüllt die Erwartungen, die der erste weckte. Ein riesiges Material ist verarbeitet und im grofsen und ganzen sehr gut verarbeitet — eine Aufgabe, die für einen Einzelnen fast zu gewaltig erscheint. Selbst so schwierige Kapitel wie die Eiweifssubstanzen befriedigen durchaus, wenn auch gerade hier ein „Nebeneinander" sich bemerkbar macht, das jedoch nicht wohl zu vermeiden ist. Es wird aber niemals zu einem „Durcheinander". Mehr noch wie im ersten Bande macht sich das Eindringen auch in die landwirtschaftliche Literatur bemerkbar, in der ja mancherlei Biologisches sich findet und die in einzelnen Kapiteln, wie z. B. in der Ernährungslehre, führend geworden ist.

Schwierig ist die Abgrenzung des Gegenstandes. Da Czapek nicht eine „Chemie der Pflanzenstoffe" schreiben wollte, mufste er sich die Frage vorlegen, welche Pflanzenstoffe er behandeln solle, welche nicht. Er hat, wie mir scheint, im allgemeinen die richtige Mitte innegehalten, d. h. das biochemisch Wichtige von dem vorläufig noch in seiner biochemischen Bedeutung nicht oder nicht klar Erkannten getrennt. Doch ist er hier nicht ängstlich vorgegangen, sondern hat eher etwas zu viel als zu wenig aufgenommen. Unter der Überschrift „Endprodukte des pflanzlichen Stoffwechsels" läft sich ja vielerlei unterbringen.

Vorläufig sind wir ja über die biochemische Arbeit der pflanzlichen Zelle noch sehr wenig orientiert. Was wir finden, sind vorwiegend Endprodukte des Stoffwechsels, über deren Zustandekommen wir noch nicht viel wissen. Zwischenprodukte sind uns in gröfserem Umfange eigentlich erst durch das chemische Studium der Keimung bekannt geworden, dem denn auch Czapek die gebührende Aufmerksamkeit zuwendet. Der Verf. wird bei der Bearbeitung selbst an allen Ecken und Enden gefühlt haben, wie lückenhaft noch unsere Kenntnisse der biochemischen Bedeutung zahlreicher Substanzen sind. Sagt er doch in der Vorrede selbst: „Keinem anderen Zweige der botanischen Forschung tut energische Förderung mehr not als der Biochemie." Noch nimmt das „Lexikalische", wie A. W. Hofmann zu sagen pflegte, den gröfsten Raum ein. Die Biochemie befindet sich noch vielfach in dem Stadium, in dem die Systematik vor etwa 30 Jahren sich befand: sie sammelt. Aber wie die Systematik nur auf Grund jener umfassenden Pflanzensammlungen zu einer Ökologie der Gewächse und einer auf biologischen Grundlagen aufgebauten Pflanzengeographie sich weiter entwickeln konnte, so kann auch eine Biochemie der Pflanzen nur aufgebaut werden auf einer genauen Kenntnis möglichst vieler Pflanzenstoffe und einer „vergleichenden Chemie" der Produkte des pflanzlichen Stoffwechsels mit denen des tierischen. Hier kommt Czapek seine gute Kenntnis der Tierchemie zu Hilfe, die dem Buche überhaupt sehr von Nutzen ist. Die Eiweifssubstanzen und die Enzyme der Pflanzen z. B. lassen sich jetzt nur in befriedigender Weise abhandeln, wenn man auch die analogen Substanzen des tierischen Stoffwechsels mit heranzieht.

Übrigens wird der Leser am besten aus den Kapitelüberschriften ersehen, wie Czapek die Sache anpackt. Sie lauten im Bande II:

Allgemeine Biochemie der pflanzlichen Eiweifsstoffe. Der Eiweifsstoffwechsel der Pilze und Bakterien. Der Eiweifsstoffwechsel der Samen und anderer Pflanzenorgane. Die stickstoffhaltigen Endprodukte des pflanzlichen Stoffwechsels (Senföle,

Purinbasen, Nitrilglycoside, Pyridin- und Chinolin-Basen, Indolderivate). Die Resorption von Sauerstoff durch die Pflanzen. Die stickstofffreien Endprodukte (Pilzfarbstoffe, gelbe und rote Phanerogamenfarbstoffe, omnizellulär vorkommende cyklische Kohlenstoffverbindungen, Glycoside, Sekrete). Die Mineralstoffe. Chemische Reizwirkungen.

Zum Schlusse noch eine Prioritätsreklamation. Ich bin im allgemeinen kein Freund derselben und habe trotz vielfacher Veranlassung dazu noch niemals eine solche erhoben, da ich meine, dafs die Sachverständigen schon von selbst finden werden, wer eine Sache zuerst aufgefunden hat. Ich habe daher, als die Arbeiten von Vesterberg (1903) und Easterfield (1904) erschienen, in denen die Hypothese aufgestellt wurde, dafs die Abietinsäure und andere Resinolsäuren der Coniferen sich vom Reten (auf pag. 692 von Czapeks Biochemie steht fälschlich „Resen“) ableiten, nicht öffentlich darauf hingewiesen, dafs ich bereits 1900 diese Ableitung vorgenommen habe und zwar auf Grund des Nachweises von Reten unter den Produkten der trockenen Destillation mehrerer Coniferenharzsäuren. Wie die Erfahrung aber lehrt, wäre diese Reklamation doch nötig gewesen, denn in Czapeks Biochemie ist nun Vesterberg als der Entdecker dieses „grofse Bedeutung“ besitzenden Nachweises aufgeführt. Ich erhebe die Reklamation jetzt nachträglich, da auch ich der Sache Bedeutung beimesse und zwar gerade auf dem Gebiete der Biochemie. Mir scheint, dafs die Ableitung der Coniferenharzsäuren vom Reten nicht nur die Beziehungen derselben zu den Terpenen aufdeckt, sondern auch als ein erster Schritt auf der Bahn der Erkenntnis der Entstehung der Harze im Pflanzenkörper überhaupt zu betrachten ist. —

Bezüglich des vortrefflichen Czapek'schen Buches möchte ich nochmals wiederholen, was ich schon bei Besprechung des ersten Bandes sagte: „Hier hat der rechte Mann das rechte Buch geschrieben.“ Tschirch.

Trees, A Handbook of forest-botany for the woodlands and the laboratory by H. Marshall Ward. Vol. III Flowers and Inflorescence. Cambridge, at the University Press. 1905.

Der dritte Teil des früher (Band 94 pag. 506) angezeigten Werkes behandelt, wie schon der Titel besagt, zunächst die Blüten und Blütenstände in dem Verständnis weiterer Kreise angepafster Weise und mit besonderer Bevorzugung der Holzgewächse. Ein zweiter Teil gibt sodann ausführliche und Bestimmungstabellen für die Holzgewächse nach der Blütenbildung, wobei für Salix z. B. die Bestimmung sowohl für männliche als für weibliche Exemplare ausgearbeitet ist.

Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Von **G. Haberlandt.** Mit acht Textfiguren, drei lithographierten und einer Lichtdrucktafel. Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann. 1905.

Die Untersuchungen, über welche der Verf. eine vorläufige Mitteilung in den Berichten der D. bot. Ges. veröffentlicht hatte, stellen eine Weiterführung seiner Arbeit über die Sinnesorgane im Pflanzenreich (Leipzig) dar. Nach einer kurzen Einleitung wird im ersten Kapitel das Lichtperzeptionsvermögen der dorsiventralen Blattspreite untersucht und (wesentlich in analoger Weise wie dies früher von Vöchting geschah) bejaht. Das zweite Kapitel bespricht die Beleuchtungsverhältnisse in der Blattspreite. Den Kern der Abhandlung stellt das dritte Kapitel dar, welches die obere Epidermis der Blattspreite als Lichtsinnesorgan in zahl-

reichen Einzelbeispielen schildert. Gewissermafsen als Anhang bespricht das vierte Kapitel „Lokale Sinnesorgane“ (Ocellen); das fünfte gibt eine Zusammenfassung und Schlufsbemerkungen. Das Hauptresultat ist, dafs die Epidermis als Sinnesorgan der Lichtperzeption funktioniert (neben ihrer primären Bedeutung als schützende Oberhaut) und dafs die Wahrnehmung der Lichtrichtung erfolgt auf Grund von Helligkeitsdifferenzen auf den lichtempfindlichen Plasmahäuten, welche den Aufsen- und Innenwänden der Epidermiszellen anliegen. Mit Änderungen der Lichtrichtung ändert sich auch die Intensitätsverteilung des Lichtes und diese Änderung wird als trapistischer Reiz emfunden.

Die Ausführungen, in denen die Einrichtungen, welche diese Helligkeitsdifferenzen hervorbringen, geschildert werden, sind aufserordentlich interessant; man könnte fast sagen, das kleine Buch lese sich wie ein spannender Roman, wenn ein solcher Vergleich nicht insofern ein hinkender wäre, als es sich im letzteren Falle ja um Dichtung handelt, nicht wie hier um Schilderung tatsächlicher Verhältnisse. Die experimentelle Beweisführung für die Richtigkeit der Anschaungen des Verfassers wird man wohl noch nicht als eine entscheidende betrachten können, aber es ist gewifs eines der wertvollsten Resultate der Abhandlung, dafs sie auf Grund der gegebenen Fragestellung zu weiteren experimentellen Untersuchungen anregt.

Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Von **H. Ritter von Guttenberg.** Mit vier lithographierten Tafeln. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann. 1905.

Der Verf. untersuchte eine Anzahl von Pilzgallen vom anatomisch-physiologischen oder eigentlich vom anatomisch-teleologischen Standpunkt aus und gelangt dabei zu einer Reihe interessanter Tatsachen betreffs der Änderungen der Zellstruktur der Wirtszellen und der Bedeutung der Gewebegliederung der Pilzgallen für den Schmarotzer. Es ist charakteristisch, dafs die rein teleologische Fassung uns doch jetzt schon fremdartig anmutet. Wenn es z. B. heifst (pag. 63): „Die Zusammensetzung der Bündel (in den Gallen) richtet sich nach den Ansprüchen des Pilzes: wo dieser vor allem plastische Baustoffe verlangt, ist das Leptom vorherrschend (Alnus) oder allein vorhanden (Zea Mays), benötigt er aber gröfsere Mengen Wasser, so findet eine Vermehrung der Hadromelemente statt (Rhododendron)“ — so mag diese Ausdrucksweise ja als ein anschauliches Bild für den Zusammenhang zwischen Funktion und Leistung eine gewisse Berechtigung haben, aber sie ist doch eigentlich eine Umkehrung des wirklichen Sachverhalts; der Pilz erhält doch die Baustoffe nicht, weil er sie „verlangt“, sondern weil die in ihrem Zustandekommen uns durchaus dunkle Struktur der Galle ihm den Bezug ermöglicht! — Ob übrigens das „Speichergewebe“ der Rhododendrongalläpfel nur als Wasserbehälter dient, wie der Verf. annimmt, scheint dem Ref. noch zweifelhaft; es finden sich keine Angaben über die chemische Beschaffenheit des Zellsaftes, der vielleicht namentlich im Anfang der Entwicklung lösliche Kohlenhydrate enthält, welche der Pilz verwendet. — Die Frage, inwieweit bei den Pilzgallen Zellformen auftreten, die sonst in der betr. Pflanze nicht vorhanden sind, hat der Verf. nicht erörtert. Es wäre von Interesse festzustellen, ob z. B. die merkwürdigen Schleimzellen, die in der Epidermis von Capsella an der Stelle auftreten, wo sie von den Konidienlagern von Cystopus abgehoben wird, nicht auch sonst, z. B. in der Samenschale, sich finden.

Illustriertes Handwörterbuch der Botanik. Mit Unterstützung der Herren Prof. Dr. v. Hoehnel, Dr. K. v. Keifsler, Prof. Dr. Schiffner, Dr. R. Wagner, Kustos Dr. Zahlbruckner und unter Mitwirkung von Dr. O. Porsch herausgegeben von **Camillo Karl Schneider.** Mit 341 Abbildungen im Text. Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann. Preis 16 Mk., geb. 19 Mk.

„Die Zahl der botanischen Kunstausdrücke nimmt alljährlich in immer erheblicherem Mafse zu. Ist es schon heute für den Spezialisten nicht leicht, die Termini technici seiner Disziplin zu überblicken, so erscheint es fast unmöglich, dafs ein Einzelner die im Gesamtgebiet der Botanik gebräuchlichen Bezeichnungen beherrsche.“ Diese Äufserung des Vorworts wird wohl allgemeiner Zustimmung begegnen und das Werk demgemäfs als ein erwünschtes und zeitgemäfses begrüfst werden, zumal seiner Ausführung augenscheinlich viel Sorgfalt gewidmet wurde. Nur selten finden sich in den Erklärungen auffallende Irrtümer, wie z. B. beim Artikel Elateren, wo behauptet wird, diese Organe seien nicht zum Ausschleudern, sondern zum Zusammenhalten der Sporenmasse bestimmt![1]) Das ist für die Mehrzahl der Fälle ebensowenig richtig als die Angabe, dafs sie „äufserst hygroskopisch“ seien. Ebenso stimmt die Definition der Caruncula nicht für das angeführte und abgebildete Beispiel (Ricinus), wo diese weder „um den Nabel“ noch an der Raphe, sondern an der Mikropyle sich entwickelt. Sehen wir aber von solchen gelegentlichen Entgleisungen ab, so ist in dem Buche ein reicher, wohl verarbeiteter Stoff geboten. Für die zweite Auflage möchte ich anheimstellen, ob sich nicht eine bedeutende Kürzung ermöglichen liefse, indem die mehr lehrbuchartigen Darstellungen und wohl auch die Abbildungen wegblieben. In einem solchen Buche sucht man doch wohl wesentlich eine Erklärung der Termini technici, weniger eine zusammenhängende Darstellung. Eine solche Kürzung dürfte auch einer weiteren Verbreitung des nützlichen Buches zugute kommen.

Handbuch der Blütenbiologie, begründet von Dr. Paul Knuth. III. Band. Die bisher in aufsereuropäischen Gebieten gemachten blütenbiologischen Beobachtungen. Unter Mitwirkung von O. Appel bearbeitet und herausgegeben von **E. Loew.** II. Teil. Clethraceae bis Compositae nebst Nachträgen und einem Rückblick. Mit 56 Abb. im Text. Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann. 1905. Preis 18 Mk.

Mit dem vorliegenden Bande, welcher die Sympetalen behandelt, ist das umfangreiche Werk, auf dessen Bedeutung früher schon hingewiesen wurde, zum Abschlufs gelangt. Der gröfsere Teil des Schlufsbandes ist Nachträgen zur blütenbiologischen Literatur, Textnachträgen und Verbesserungen, einem systematischen Verzeichnis der blumenbesuchenden Tierarten und einem „Rückblick“ gewidmet, eine sehr erwünschte Zugabe. E. Loew behandelt darin die geographische Verbreitung der Bestäubungseinrichtungen und den Zusammenhang zwischen den Blüteneinrichtungen der verschiedenen Gebiete und ihrer anthophilen Fauna.

Der Strandwanderer. Die wichtigsten Strandpflanzen, Meeresalgen und Seetiere der Nord- und Ostsee. Bearbeitet von **P. Kuckuck.**

---

1) Vgl. Flora 80. Bd. (1895) pag. 8 ff.

Mit 24 Tafeln und Aquarellen von J. Braune. München, S. F. Lehmanns Verlag. 1905. Preis 6 Mk.

Alpenflora. Die verbreitetsten Alpenpflanzen von Bayern, Tirol und der Schweiz. Von **G. Hegi** und **G. Dunzinger.** Mit 221 Abbildungen auf 30 Tafeln. München, J. Lehmanns Verlag. 1905. Preis 6 Mk.

Die beiden handlichen und leicht mitzuführenden Bücher wenden sich an den grofsen Kreis der Naturfreunde, welche das Bedürfnis haben, sich über Pflanzen und Tiere näher zu unterrichten. Dies wird erreicht durch eine grofse Anzahl vortrefflicher Abildungen und einen von kompetenten Fachmännern geschriebenen Text. So erscheinen die Bücher sehr gut geeignet in weiteren Kreisen naturwissenschaftliche Kentnisse zu verbreiten.

Jahresbericht über die Fortschritte in der Lehre von den Gärungs-Organismen. Unter Mitwirkung von Fachgenossen bearbeitet von Prof. **Dr. Alfr. Koch.** 13. Jahrg. 1903. Leipzig, Verl. v. J. Hirzel. Preis 22 Mk.

Der Koch'sche Jahresbericht ist seit Jahren zu einem weitverbreiteten Hilfsmittel für alle die geworden, welche sich über niedere Organismen in anderer als speziell medizinischer Richtung orientieren wollen. Der vorliegende dreizehnte Band zeigt schon in seinem Umfang, wie auch auf diesem Gebiet alljährlich die literarische Produktion steigt. Dem entspricht auch, dafs eine Reihe von Mitarbeitern den Herausgeber unterstützt haben.

Die Alpenpflanzen im Wissensschatze der deutschen Alpenbewohner. Von Prof. Dr. **K. W. von Dalla Torre.** Bamberg, Verlag des Vereins zum Schutz und zur Pflege der Alpenpflanzen. Preis 1,30 Mk.

Der Zweck des Büchleins ist, zu untersuchen und darzulegen was im Volke über die Alpenpflanzen bekannt ist. Es werden also Namen und Verwendung dieser Pflanzen in den verschiedenen Teilen der Alpenkette mitgeteilt, ein Unternehmen, das namentlich auch in kulturhistorischer Beziehung ein dankenswertes ist.

Morphologie und Biologie der Algen. Von **F. Oltmanns.** 2. Band, allgemeiner Teil. Mit 3 Tafeln und 150 Abbildungen im Text. Jena, Verlag von G. Fischer.

Der zweite Teil des früher angezeigten Oltmanns'schen Buches behandelt: Das System der Algen, die Entwicklung der Fortpflanzungsorgane, die Ernährung, die Lebensbedingungen, Vegetationsperioden, Reizerscheinungen, Polymorphismus, Generationswechsel, Anpassungen, Hilfsmittel und Arbeitsmethoden; schliefslich folgt ein ausführliches Personen- und Sachregister. Schon die Nennung der Themata zeigt, dafs eine Fülle interessanter Fragen in diesem zweiten Teile Erörterung findet. Man mufs dem Verf. dankbar sein für sein schönes und nützliches Werk, das den Wunsch weckt, dafs andere Pflanzengruppen, namentlich die Pilze, in derselben Weise wie hier die Algen bearbeitet werden möchten.

Porsch, Dr. Otto, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905. XVI u. 196 Seiten, mit 4 Tafeln u. 4 Textfiguren.

Der Verfasser denkt sich sein Buch als „einen grundlegenden Beitrag zur Begründung einer botanischen Zukunftsdisziplin“, die er „phylogenetische Pflanzenanatomie“ nennen will. Die neue Disziplin soll eine Schwesterwissenschaft der physiologischen Anatomie sein. Während diese zu zeigen hat, was der Pflanzen-

körper bilden kann, weil er es braucht, soll jene zeigen, was die Pflanze infolge ihres phylogenetischen Entwicklungsganges nicht bilden kann, obwohl sie es braucht, oder bilden mufs, obwohl sie es nicht braucht. Eine dritte Schwester dieses Paares ist offenbar die vergleichende Pflanzenanatomie; ihr gegenüber hat der Verfasser das Arbeitsgebiet seiner neuen Disziplin nicht selber abgegrenzt. Indes läfst sich leicht aus seinen Äufserungen entnehmen, wie er sich das Verhältnis der beiden vorstellt. Die vergleichende Anatomie hat die anatomischen Tatsachen zu eruieren und daraus die Verwandtschaft der Pflanzen festzustellen, die phylogenetische Anatomie nimmt diese Tatsachen als gegeben, die daraus erschlossene Verwandtschaft als Voraussetzung und macht Hypothesen dazu, wie die Allmacht der Vererbung in den von dem vergleichenden Anatomen aufgestellten Reihen wirksam war, welche Anpassungsnotwendigkeit den Grund für die wechselnden Erscheinungen gebildet hat usw. Die ältere Schwester hat also den Braten zu liefern und die jüngere gibt die phylogenetische Brühe dazu. Es scheint mir, als ob der Spekulation in der neuen Wissenschaft ein gar zu breiter Raum zugemessen wird. In der Abhandlung über die Spaltöffnungen, welche nun gewissermafsen als Paradigma die Aufgaben und Ziele der phylogenetischen Anatomie erläutern soll, legt in der Tat der Verfasser weniger Wert auf die Beibringung neuer Beobachtungsdaten, als auf die geistige Durchdringung des vorhandenen Materials in dem oben angegebenen Sinne. Es wird zunächst auf das Vorhandensein bestimmter, auf einzelne systematische Gruppen beschränkter Spaltöffnungstypen hingewiesen, welche trotz der weitgehenden Anpassungsfähigkeit gemeinsame Züge in ihrem Bauplan aufweisen, die deshalb als phyletische Merkmale angesehen werden müssen. Darauf wird gezeigt, dafs Spaltöffnungen als erblich fixierte Bildungen auch dort noch angelegt werden, wo sie wie auf den Kotyledonen hypogäisch keimender Pflanzen, bei Parasiten, submersen Organen usw. keine Bedeutung mehr haben und dafs andererseits wegen ihrer phylogenetischen Vergangenheit die Wurzeln auch dann keine Spaltöffnungen bilden können, wenn sie zu Assimilationsorganen umgewandelt sind. Ein dritter Abschnitt zeigt, dafs man bezüglich der Spaltöffnungsbildung allerdings nur in sehr beschränktem Mafse von einer Herrschaft des biogenetischen Grundgesetzes sprechen kann, insofern als Jugendblätter an Pflanzen, deren Laubblatt in der Ontogenese eine fortschreitende Metamorphose erfährt, häufig einen Bau aufweisen, welcher im wesentlichen als vorbereitende Entwicklungsphase der Spaltöffnungen des auf voller Entwicklungshöhe stehenden Laubblattes angesehen werden kann. Der letzte Abschnitt endlich behandelt den Spaltöffnungsapparat in Hinblick auf die von v. Wettstein gegebene Erklärung für das Zustandekommen des Generationswechsels als Anpassungsmerkmal beim Übergang der Pflanzen von Wasserleben zum Luftleben. Die Stomata der Gamophyten der Marchantiaceen vermögen sich noch nicht zur Organisationshöhe typischer Spaltöffnungen zu erheben. Die Sporogone der Laubmoose entwickeln bereits einen, wenn auch sehr einfachen Spaltöffnungstypus, der bei den Peridophyten und Gymnospermen, von allen sekundären Anpassungen abgesehen, an Charakter und Organisationshöhe gewinnt, um endlich bei den Angiospermen seinen Höhepunkt zu erreichen. — Das Buch, von dem einzelne Abschnitte bereits früher in anderer Form publiziert worden sind, ist mit grofsem Aufwand an Fleifs und Gelehrsamkeit und mit guter Literaturkenntnis geschrieben, und läfst erkennen, dafs die Wissenschaft von dem Verfasser noch reiche Förderung erwarten darf, wenn er sich nur nicht auf das Gebiet seiner neuen Zukunftswissenschaft beschränken will.

Giesenhagen.

Cours de botanique, par **Gaston Bonnier** et **Leclerc du Sablon.** A l'usage des elèves des universités, des écoles de médecine et de pharmacie, et des écoles d'agriculture. T. I. Paris, Paul Dupont.

Das vorliegende Lehrbuch zeigt zunächst, dafs in Frankreich die Studierenden, für welche Botanik „Nebenfach" ist, dieser Disciplin viel mehr Zeit widmen können als in Deutschland. Ein deutscher Mediziner oder Pharmazeut würde sich entsetzen, wenn man ihm ein Buch zum Studium empfehlen würde, dessen erster Teil schon 1328 Seiten mit 2309 Figuren hat! Bei uns mufs man sich ja meist mit einer kurzen Übersicht des Gesamtgebietes begnügen. Man wird also mit Interesse verfolgen, wie unsere in dieser Beziehung glücklicheren französischen Kollegen ihre Aufgabe lösen.

Der erste Teil des Werkes gibt (in merkwürdiger Durcheinandermengung) zunächst Morphologie und Anatomie, dann die Systematik der Samenpflanzen. Die Morphologie etwa nach dem Stande, den sie vor 50 Jahren hatte, woraus sich auch wohl ergibt, warum die Verfasser die Systematik nicht von unten, sondern von oben anfangen. Sehr eingehend ist die Anatomie behandelt, welche in Frankreich jetzt ja mit besonderer Vorliebe kultiviert wird; es ist für deutsche Leser deshalb diese Zusammenfassung von besonderem Werte. Die Verf. geben auch historische Rückblicke und (recht unvollständige und einseitige) „notes bibliographiques". Die zahlreichen Abbildungen sind besonders hervorzuheben; namentlich sind auch die schematischen Figuren sehr geeignet, dem Anfänger das Verständnis zu erleichtern.

Atlas of Japanese Vegetation with explanatory text. Edited by Prof. **Miyoshi,** D. Sc. (Sct. I, 1—8). Tokyo 1905.

Es ist erfreulich, dafs die Karsten-Schenck'schen Vegetationsbilder zu ähnlichen Unternehmungen angeregt haben. Japan mit seiner reichen und interessanten Vegetation eignet sich zu bildlicher Wiedergabe derselben besonders gut. In dem Werke, dessen erste Lieferung erschienen ist, sollen nicht nur wildwachsende, sondern auch in Gärten kultivierte Pflanzen abgebildet werden. Zunächst wird in guten Phototypien dargestellt: Prunus Mume, Pr. Pseudo-Cerasus, Pr. pendula, Magnolia Kobus, Iris laevigata Fisch. var. Kaempferi Sieb., Landschaftsgarten im botanischen Garten der Universität Tokyo, Fatsia japonica und Phyllostachys mitis (von Schnee bedeckt!). Der Text gibt kurze Erläuterung. Bei Iris wird z. B. mitgeteilt, dafs zahlreiche „Gartenformen" kultiviert werden, unter anderen solche, in denen beide Perianthkreise fast gleichmäfsig ausgebildet und sechs oder mehr Staubblätter vorhanden sind, andere mit 4—5zähligen Blüten mit Narbenlappen, die zu perianthähnlichen Gebilden entwickelt sind oder Perianthien, welche sich nicht öffnen. Es wäre von grofsem Interesse, über diese Formen, ihre Entstehung und Konstanz Näheres zu hören.

Die Abbildungen aus dem botanischen Garten in Tokyo zeigen zugleich, dafs dieser reich an interessanten Pflanzen und von hervorragender landschaftlicher Schönheit ist.

Methods in plant histology by **Ch. J. Chamberlain.** Second edition. Chicago. The university of Chicago Press.

Das kleine Buch gibt kurz und klar eine Einführung in die mikroskopische Technik. Dafs es speziell in Amerika viel benützt wird, zeigt schon die Tatsache,

dafs es jetzt in zweiter Auflage vorliegt; es ist zweifellos sehr praktisch und empfehlenswert. Aufgefallen ist dem Referenten, dafs Equisetumprothallien in Amerika offenbar leichter zu kultivieren sind als in Europa, denn nach der Vorschrift auf pag. 193 genügt Aussaat der Sporen in gewöhnliche Gartenerde, während hier gute Kulturen nur auf sterilisierter Erde zu erhalten sind.

The structure and development of mosses and ferns (Archegoniatae) by **D. H. Campbell**, professor in botany in the Leland Stanford junior University. Newyork u. London. The Macmillan Company 1905.

Professor Campbells bekanntes und geschätztes Buch ist in der zweiten Auflage nach dem Stande der neueren Literatur teilweise umgearbeitet und erweitert. Wie die erste Auflage gibt es nicht nur eine reichhaltige und sorgfältige Übersicht der entwicklungsgeschichtlichen und anatomischen Literatur, sondern auch eigene Untersuchungen des Verfassers, der ja auf diesem Gebiete besonders tätig war. Nur an wenigen Stellen wird man, was die Tatsachen anbelangt, Einwendungen machen können. So ist in Fig. 120 die Kapsel von Dawsonia superba aufrecht gezeichnet, sie steht aber im reifen Zustand horizontal, was für das Verständnis der Struktur wesentlich ist. Die Angabe, Haberlandt habe erwiesen, dafs Buxbaumia „distinctly saprophytic in its habit" sei, ist nicht zutreffend. Ref. hat früher schon darauf hingewiesen, dafs man aus der Tatsache, dafs die Blätter kein Chlorophyll haben, einen solchen Schlufs nicht ziehen kann. Denn das Protonema ist grün, und die Kapseln selbst können auch assimilieren. Aus rein morphologischen Tatsachen kann man überhaupt auf saprophytische Lebensweise keinen Schlufs ziehen. Zudem ist für die männlichen Pflanzen sicher, dafs sie vom Protonema ernährt werden; das ist also auch für die weiblichen in den ersten Entwicklungsstadien wenigstens wahrscheinlich. Ich gebe ganz gerne zu, dafs Buxbaumia möglicherweise zum Teil saprophytisch lebt, stelle aber entschieden in Abrede, dafs eine saprophytische Lebensweise nachgewiesen ist. Die Angabe, dafs die Hüllblätter des Brutknospenbechers am Tetraphis kleiner seien als die Stengelblätter, trifft nur für verkümmerte Exemplare zu. Bei Gleichenia werden — wie dies früher öfters geschah — die zeitweise ruhenden und dann weiterwachsenden Blattenden mit Knospen verwechselt. — Besonders wertvoll sind die zahlreichen Abbildungen, von denen die meisten Originale des Verf. sind. K. G.



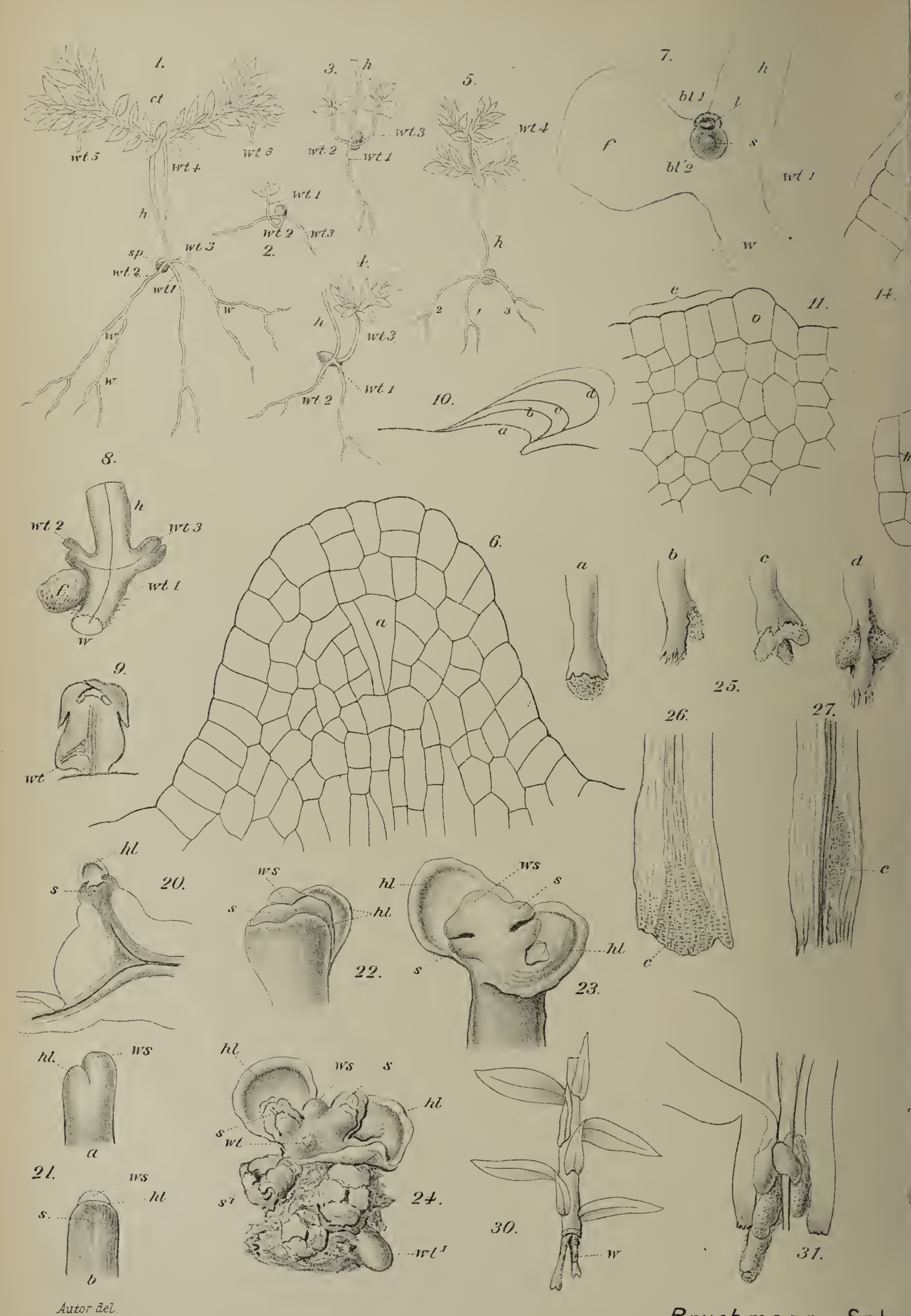
1. Pithekolobium Saman, 2. Eugenia aromatica (= Caryophyllus aromaticus), 3. Thea assamica, 4. Castilloa elastica, 5. Cinnamomum zeylanicum, 6. Theobroma Cacao, 7. Ceiba pentandra (= Eriodendron anfractuosum), 8. Cola acuminata, 9. Swietenia Mahagoni, 10. Coffea liberica.

L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53.





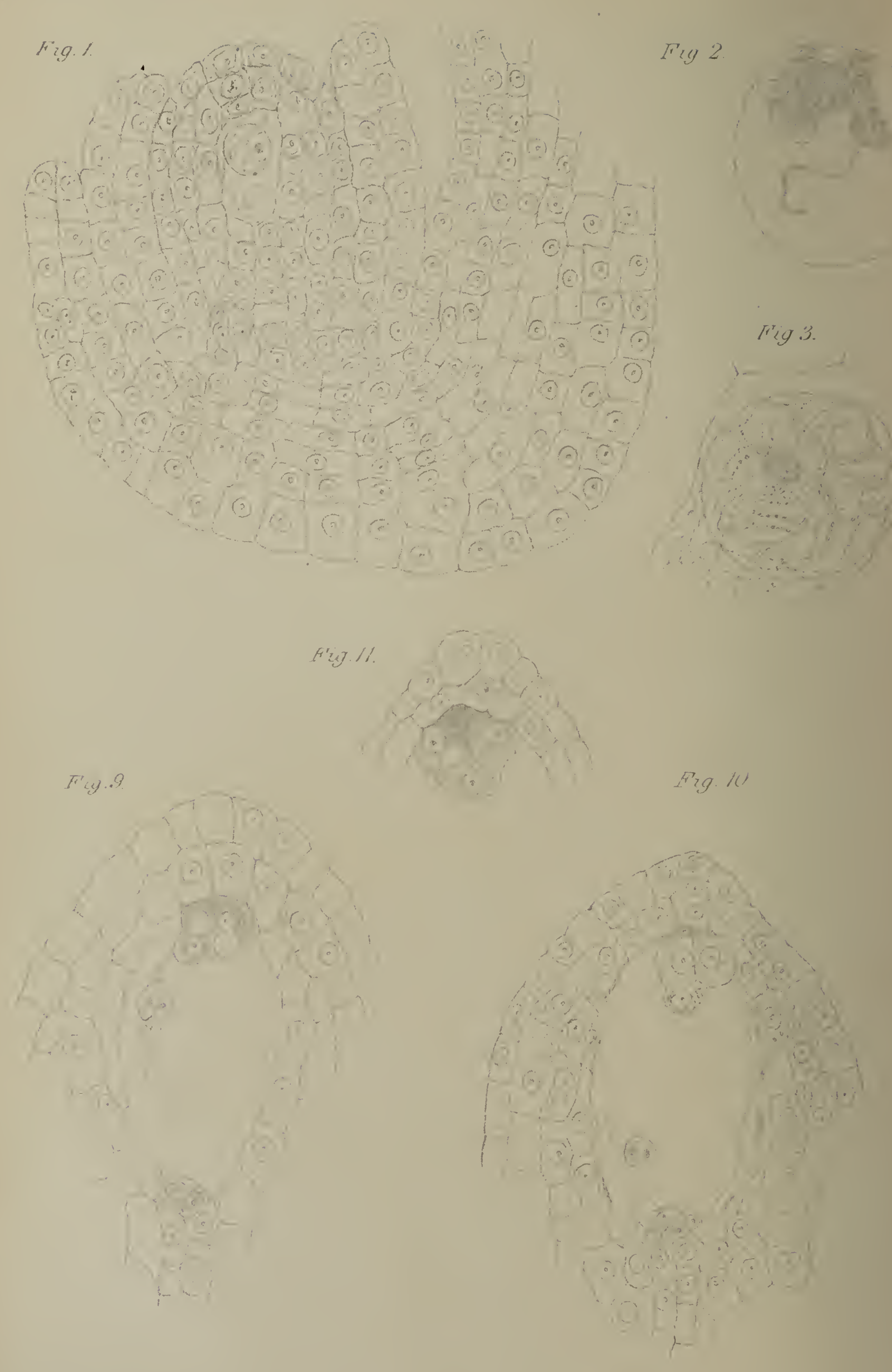



1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
14.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
30.
31.
Autor del.
Bruchmann._ Selag

18. 17. v * * * 15. v e 16. II v I IV 19. a a m m 12. v 13. I v II III 28. c gs a 33. L gs c 34. c gs 35. c a L gs gs L 29. g

elle Kraussiana.

E. Thomas, Lith. Inst., Berlin



E. Strasburger del.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6

Fig. 7

Fig. 13

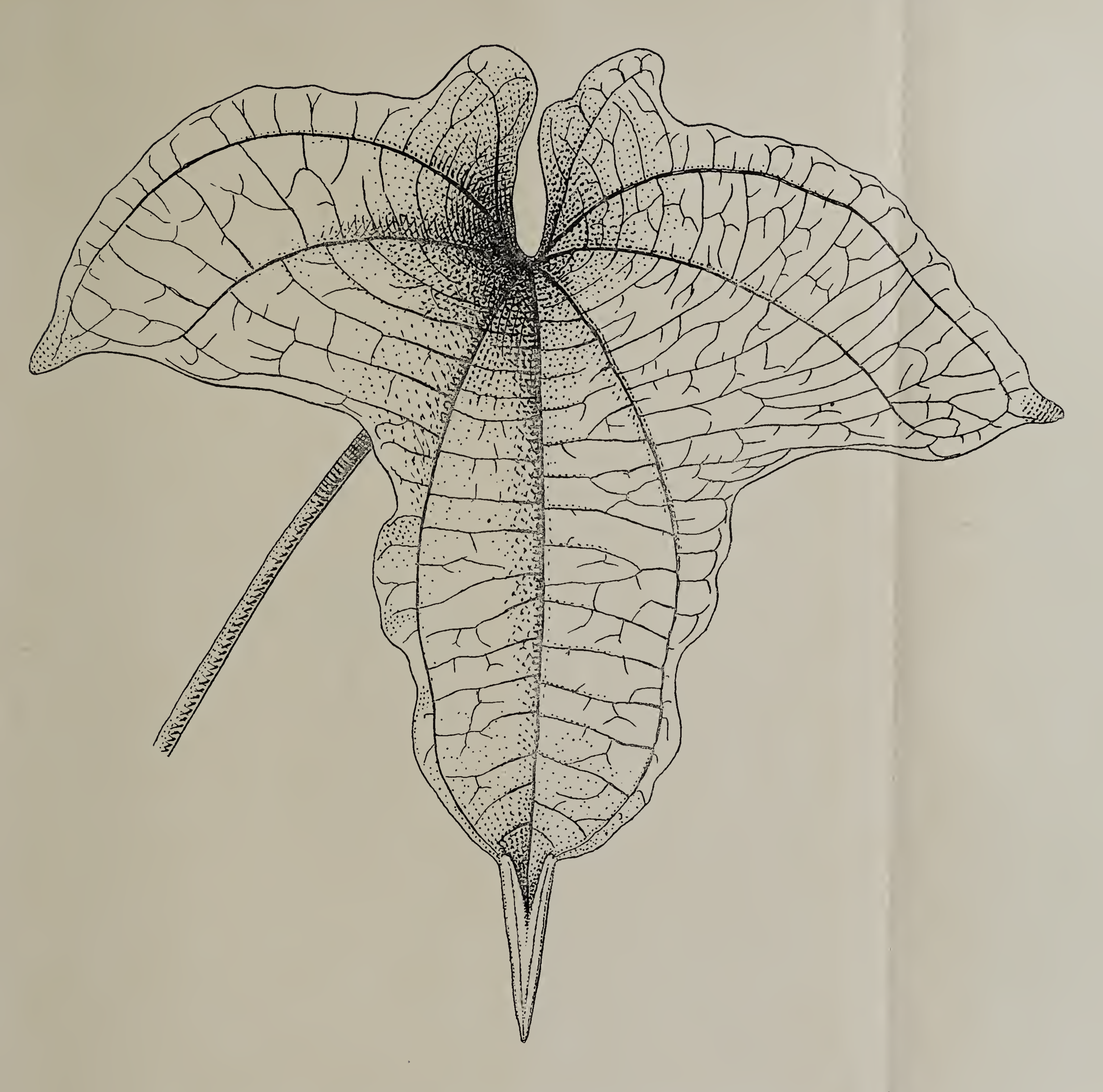
Fig 8

Fig. 14

Fig. 12.

Fig. 15

L. J. Thomas. Lith. inst. Berlin S. 53



Blatt und Vorläuferspitze von Dioscorea macroura. 2fach vergröfsert. An der Vorläuferspitze lassen sich die durch Einrollen der Ränder entstandenen Rinnen erkennen. Der mittlere Teil ist durch spätere Wachstumsvorgänge der Gewebe entstanden.



